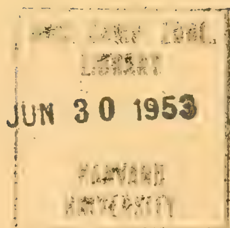
Ueber die Genitalmorphologie der Zygaenen (Lep.)

Von **Erwin Haaf**

Inhalt

Seite
I. Einleitung 127
II. Bau des Zygaenen-Genitalapparates und seine Formveränderung durch die Kopulation 130
III. Präparationsweise und Material 137
IV. Spezieller Teil:
Variabilität der männlichen Sexualorgane, ermittelt an *Z. fausta* L. und *Z. carniolica* Scop. 138
Die Unabhängigkeit der Armaturen in Form und Chitinisierung von Umweltfaktoren 143
Die Bedeutung der einzelnen Anhänge für die Systematik 144
V. Allgemeiner Teil:
Der taxonomische Wert des männlichen Genitalapparates der Zygaenen . 145
Unterteilung der Gattung *Zygaena* F. auf Grund genitalmorphologischer Ergebnisse 151
VI. Zusammenfassung 155
VII. Literaturverzeichnis 157



I. Einleitung

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit gaben die vielfach ungeklärten systematischen Verhältnisse und unsere wenig befriedigenden Kenntnisse über die Variabilität der Genitalorgane innerhalb der Gattung *Zygaena* F. Eine vergleichend-genitalmorphologische Bearbeitung dieser Gruppe erschien auch deshalb wünschenswert, da bisher über Zygaenen fast nur Einzelstudien an den Kopulationsapparaten bekannt waren, während von verschiedenen anderen Lepidopterengenera bereits interessante Publikationen über mehr oder weniger umfangreiche Genitaluntersuchungen vorlagen (Drosihn, Kirchberg, Skell u. a.).

Der Geschlechtssphäre hat man im allgemeinen, ihrer Ausbildungsweise entsprechend, schon seit Jahrzehnten eine gewisse systematische Bedeutung eingeräumt (Mollusken, Arthropoden). Besonders der Bauplan der Sexualorgane bei den Insekten war Gegenstand sowohl beschreibend-morphologischer Abhandlungen, als auch systematischer Betrachtungen. Bei Gattungen, deren Vertreter keine ausreichenden makroskopischen Unterscheidungsmerkmale aufweisen, hat man nämlich den Genitalapparat sehr frühzeitig als Hilfsmittel für Bestimmungszwecke, Abgrenzung und Definition von Arten erkannt und bei gegebener artspezifischer Konfiguration als entscheidendes Merkmal angesehen. Mit der Einbeziehung in den Kreis der Artkriterien sind die Genitalien in der Tat zu einem sehr wesentlichen Faktor bei der Artdiagnostik hauptsächlich bei solchen Lepidopterengenera geworden, bei denen der Nachweis einer Parallelität der genitalmorphologischen Ergebnisse mit denen anderer Merkmale zu erbringen war. Bei Neubeschreibungen, nomenklatorischen Umstellungen und nicht zuletzt bei der Anordnung der Species in einem „natürlichen System“, wie es heute gefordert wird, glaubte man damit auch das maßgebende Merkmal gefunden zu haben, nach dem sich im Einklang mit anderen Charakteren sowohl die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten zueinander klären, als auch die Einteilungen im Sinne einer natürlichen Gruppierung rechtfertigen lassen.

Durch eine mehrfach erfolgte Verallgemeinerung dieser Beobachtungen, d. h. durch vorbehaltlose Gleichstellung der Sexualmorphologie mit einem Artkriterium und die Hervorhebung des Genitalapparates als ausschlaggebendes systematisches Merkmal für alle Hexapoden-Familien wurden berechtigte Zweifel laut.

Die nun in der entomologischen Literatur zu findenden gegensätzlichen Ansichten resultieren somit in erster Linie aus dem Umstand, daß die an einer bestimmten Insektengruppe gewonnenen Kriterien auf Vertreter

anderer Gruppen übertragen wurden. Wie schwierig es ist, solche Kontroversen zu klären, zeigt Drosihn (9), der sich u. a. eingehend mit Literaturstudien befaßt und die wesentlichen Meinungen der dieses Thema behandelnden Verfasser ausführlich diskutiert.

Während bei den Arachnoiden die äußeren weiblichen Geschlechtsanhänge (Epigyne) zur Unterscheidung herangezogen werden, bedient man sich bei den Lepidopteren fast ausschließlich des chitinösen männlichen Begattungsapparates. Daß bei den Schmetterlingen gelegentlich auch die weiblichen Organe eine gewisse Berücksichtigung finden können, soll hier nur am Rande vermerkt werden. Drosihn hat in seiner ausgezeichneten Schrift „Über die Art- und Rassenunterschiede der männlichen Kopulationsorgane von Pieriden (Lep.)" die darauf bezugnehmende Literatur erschöpfend behandelt, so daß es sich erübrigt, an dieser Stelle näher darauf einzugehen. Im folgenden sollen nun die Verhältnisse bei der Gattung *Zygaena* F., die zu den systematisch schwierigsten Gruppen zählt, erörtert werden.

Als einer der ersten Autoren hat Buchanan-White (5) Ergebnisse von Genitalstudien an Zygaenen veröffentlicht. Im Jahre 1899 folgte dann eine verkürzte Wiedergabe und Auswertung der Arbeiten von Bateson und Pierce durch Tutt (30). Alle dort zitierten Untersuchungen beschränkten sich auf den durch seine stark morphologische Differenzierung auffallenden männlichen Kopulationsapparat und sollten wohl — wie es bei Vertretern anderer Gattungen geschehen war — der Bestimmung solcher Species dienen, die physiognomisch nicht oder nur unsicher auseinander zu halten sind. Auf Grund des Genitalbaues war z. B. Pierce tatsächlich imstande, nahezu sämtliche von ihm bearbeiteten Species artenmäßig zu trennen, indem er für diese Species einen charakteristischen Genitaltyp nachweisen und damit die einzelnen Arten als solche bestätigen konnte. Diese Methode der Artkennzeichnung erfuhr aber eine wesentliche Einschränkung durch den gleichzeitigen Befund der Konformität der Genitalien von *Z. lonicerae* Schev. mit *Z. trifolii* Esp., also Zygaenenformen, die nach anderen Charakteren als einwandfreie Arten anzusehen sind. Keiner der genannten Autoren hat aus diesen Feststellungen irgendwelche Schlußfolgerungen gezogen, noch hat man sie etwa für eine systematische Bearbeitung dieser Gruppe ausgewertet. Letzteres geschah erst durch Burgeff (1914), dessen Verdienst es ist, die alte Artenzusammenstellung von Staudinger und Rebel (1901) auf Grund neuer Gesichtspunkte in die heutige Fassung gebracht zu haben, wobei er außer den habituellen und biologischen Momenten, auch die Genitalmorphologie berücksichtigte (1914). Bei der Unterteilung der Gattung in Subgenera diente der Genitalbau Burgeff weniger zur Artbestimmung, sondern vielmehr bei morphologischer Übereinstimmung oder Verschiedenheit desselben als Hinweis auf nähere oder weitere Verwandtschaft. Im Jahre 1932 erschien dann die einen rein beschreibenden Charakter tragende Arbeit von Hewer (13), in welcher zum ersten Mal auch die weiblichen Geschlechtsorgane genau beschrieben und besonders

die anatomischen Verhältnisse an beiden Geschlechtern an Hand von 14 Zygaenenarten eingehend behandelt werden. Hewer vertritt die Ansicht, daß den weiblichen Organen ein größerer systematischer Wert als den männlichen Apparaten zuzuerkennen sei und beruft sich dabei auf seine Ergebnisse, die jedoch nicht zwingend genug erschienen und in der Folgezeit auch unbeachtet blieben.

Alle späteren Genitaluntersuchungen galten trotz des Hewer'schen Hinweises nur noch den männlichen Anhängen und wurden ausschließlich als Ergänzung zu Art- und Rassenbeschreibungen gebracht und zwar meist nur dann, wenn die Genitalbefunde mit den übrigen Ergebnissen der betreffenden Verfasser übereinstimmten (Koch, Reiß). In neuester Zeit sind die Einzelbeschreibungen sehr kritisch abgefaßt, und zur Erhärtung der Angaben werden vielfach Mikrofotos beigegeben (Reiß/Boursin). Wenn letztere Untersuchungen auch wieder vorwiegend der Artidentifizierung dienen und gegenüber vielen älteren und unzulänglichen Genitalbeschreibungen exakt ausgeführt sind, vermissen wir doch Beiträge zur Klärung der Variabilitätsfrage. Augenscheinlich lagen hier die Ursachen in der Schwierigkeit der Materialbeschaffung, die sowohl Reihenuntersuchungen, als auch eine Überprüfung mancher zweifelhafter Angaben im voraus zum Scheitern verurteilte.

Als sehr wertvoll dürfen wir einzelne interessante, teilweise ausführliche Beiträge von Autoren (Burgeff, Holik, Koch) betrachten, die die paarungsbiologische Seite beleuchten und Einzelbeobachtungen über Freilandbastardierungen zusammenfassend wiedergeben. Im Zusammenhang mit der Besprechung des männlichen Genitals als Artkriterium wird auch mehrfach auf die Möglichkeit sowohl einer mechanischen Kopulationsverhinderung bei mehr oder weniger starker Genitaldivergenz, als auch einer eventuellen Verhinderung von Panmixie durch abweichende Kopulationsorgane hingewiesen. In Ermangelung populations-analytischer Angaben und durch das Fehlen sicherer Anhaltspunkte über die Größen- und Formvariabilität des männlichen Genitals wurde eine ausführliche Diskussion dieses Fragenkomplexes sehr erschwert. So finden sich in der Spezialliteratur auch keine sexualphysiologischen Fragen wie z. B. über Homogamie oder Ausschaltung von Kopulationspartner mit starken Genitalabweichungen.

Sehr nachteilig für eine Erweiterung unserer Kenntnisse über die Zygaenengenitalien machten sich neben dem Fehlen irgendwelcher Beiträge zur Variabilitätsfrage einige technische Mängel der meisten bisherigen Untersuchungen bemerkbar. Es wurde schon angedeutet, daß die Materialbeschaffung gerade umfangreichen Untersuchungen enge Grenzen setzte. Dies traf nicht minder für die Bearbeitung von seltenem Zygaenenmaterial zu und wirkte sich insofern negativ aus, als es zu vielen Einzelbeschreibungen durch mehrere Autoren kam, deren Präparationsmethoden uneinheitlich, und — wie jetzt noch festzustellen ist — auch nicht ausreichend waren. Will man nämlich zwei Arten an Hand von Genitalbeschreibungen, die von verschiedenen Verfassern stammen, vergleichen, so wird man sich, selbst

bei gegebener Abbildung des Vergleichsmaterials und nach Klärung der Termini technici meistenfalls keine genaue Vorstellung der jeweiligen Verhältnisse machen können, denn sowohl die Auffassungen über die Bewertung gewisser Einzelteile, wie auch über die Zerlegung des Kopulationsapparates zeigen nicht unwesentliche Abweichungen.

Aufgabe der vorliegenden Studie ist es, sowohl den systematischen und paarungsbiologischen Wert der männlichen Genitalorgane für die Gattung *Zygaena* unter Zuhilfenahme von Reihenuntersuchungen aufzuzeigen, als auch mit einer durch objektive genitalmorphologische Vergleiche festgelegten Einteilung einen soliden Unterbau für ein später aufzustellendes natürliches System zu schaffen.

Die dazu nötigen Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Würzburg in den Jahren 1947—1950 ausgeführt.

II. Bau des Zygaenen-Genitalapparates und seine Formveränderung durch die Kopulation.

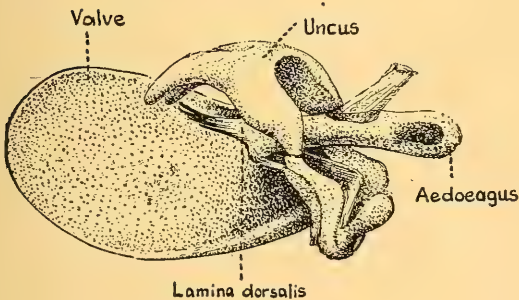
Der allgemeinen Beschreibung des männlichen Genitalapparates sollen einige grundsätzliche Betrachtungen vorausgehen, da wir, wie ich einleitend erwähnte, bei der Durchsicht von Genitalbeschreibungen eine große Zahl von Angaben finden, die aus verschiedenen Ursachen einer Nachprüfung bedürfen. Es kann hier im einzelnen nicht auf die Fehler und die Beurteilung der diesbezüglichen entomologischen Publikationen eingegangen werden, doch erscheint es sehr dienlich nach den Gründen zu suchen, weshalb Autoren über das Genital von ein und derselben Art nicht nur zu verschiedenen Anschauungen, sondern auch zu unterschiedlichen morphologischen Beschreibungen kommen konnten.

Auf diese Fragestellung hin wird man geneigt sein, eine gewisse Variabilität in Analogie zur Inkonstanz der Flügelzeichnung anzunehmen und darauf hinzuweisen, daß die Variabilität besonders in solchen Fällen ungleiche Voraussetzungen schaffen kann, bei denen mehrere Verfasser verschiedene Subspecies oder Varietäten der betreffenden Arten getrennt bearbeiten. Wie ich noch ausführen werde, ist eine relativ große Variationsweite der Zygaenengenitalien bei gewissen Arten vorhanden, bei anderen Species kann sie aber sehr gering sein; es müssen neben der individuellen Variabilität also noch weitere, vielleicht wichtigere Faktoren beteiligt sein. Vergleicht man die zu den Beschreibungen gehörenden wenigen Zeichnungen und Fotos (welche nur allzuhäufig fehlen), wird man sehr bald den Eindruck gewinnen, daß die eigentliche Ursache auf eine zu geringe Beachtung der mechanisch-technischen Seite zurückzuführen ist. Die Abbildungen von Bethune-Baker veranschaulichen den Sachverhalt ganz treffend, denn dort sind die Genitalapparate in „Kopulationsstellung" mit solchen vor resp. nach der Begattung ungesondert aneinander gereiht und in diesen verschie-

denen Stellungen beurteilt. Selbst für einen Spezialisten dürfte es kaum möglich sein, an Hand solcher Bilder Arten einwandfrei zu unterscheiden, geschweige denn die Rassenunterschiede, welche Bethune-Baker anführt, festzulegen.

Mit dem Gesagten soll hervorgehoben werden, daß den Veränderungen des Genitalapparates infolge Beanspruchung durch die Kopulation eine große Bedeutung zukommt. Inwieweit nun die einzelnen Anhänge des Sexualapparates diesen Formveränderungen unterliegen und ihre Berücksichtigung für unsere Studien unerläßlich ist, soll im Anschluß an die Allgemeinbeschreibung erörtert werden.

Der Bautypus der Lepidopteren-Genitalien beiderlei Geschlechts, auch hinsichtlich der Ontogenese, wurde schon mehrmals beschrieben. Den Stilplan des männlichen Zygaenenapparates hat Hewer (13) zur Abbildung gebracht, sodaß ich mich auf die Darstellung der Ruhe- und Kopulationsstellung des Genitals (*Z. fausta* L.) beschränken und gleich mit dem Charakteristikum und der Terminologie der Anhangsgebilde bei den Zygaenen beginnen kann. Eigene Untersuchungen aus allen Falterfamilien gestatten mir Vergleiche mit den Zygaenen und lassen mich die Besonderheiten der letzteren herausarbeiten.



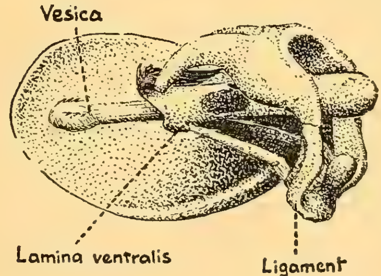


Abb. 1. Männlicher Kopulationsapparat von *Zygaena fausta* L. Eine Valve entfernt.

Der zum Tergit und Sternit des IX. Segmentes gehörende Basalring ist in Uncus (Tegumen) und Ligament (Saccus) gegliedert und trägt die übrigen Anhänge. Der Uncus bildet analwärts in der Regel zwei Chitinlappen (Socii) aus, die bei fingerförmiger Gestalt gleich breit von der Basis bis zur Spitze sein können, wodurch man geneigt ist, von Dornen oder Hörnern zu sprechen, um damit gleichzeitig eine stärker auftretende Chitinisierung zu kennzeichnen. Bis auf eine Ausnahme (*Z. graslini* Led.) fand ich bei meinen Untersuchungen immer paarig angelegte Uncusspitzen. An der Basis, auf der Innenseite dieser Hörner finden sich bei gewissen Arten entweder kleine, schwach chitinöse Dornen, deren Zahl zwischen zwei und

vier liegt, oder eine Ausbuchtung. Die Uncusbasis selbst weist insbesonders gegen die Ligamentansätze hin die Gestalt zweier scharf konturierter Blasen auf. Durch die Präparation geht dieser plastische Zustand verloren, und die basalen Partieen werden in der Weise umgelegt, daß bei dem plangepreßten Uncus der Gesamteindruck eines doppelseitigen Sockels mit aufgelegten Brüstungen und distal abschließenden Hörnern entsteht. Die basalen Uncusteile entbehren stets einer Behaarung. Letztere beschränkt sich vorwiegend auf die im Gesamtapparat anal gerichteten Hörnern. Einige Species zeigen als wichtiges Merkmal u. a. eine lange und kräftige Behaarung der Distalpartieen. Der Uncus dient, wie die dem Apparat lateral anliegenden Valven, als wesentliches Greifwerkzeug bei der Begattung. Seine distalen Enden vermögen eine Bewegung in dorso-ventraler Richtung auszuführen.

Als integrierender Bestandteil am Basalring ist dem Uncus entgegengesetzt das Ligament (Verbindungsstück) fixiert. Die beiden Ansatzarme des Ligaments greifen an den spitzen Enden der Uncussockel ein, und am ventralen Treffpunkt der Ligamentarme setzt sich in oraler Richtung ein geschlossenes Chitinrohr an, das von manchen Autoren als Knopf oder Saccus bezeichnet wird und als unpaare, sekundäre Einstülpung der Intersegmentalmembran aufzufassen ist (Zander). Gewisse Arten sind durch besondere Ausbildung des Saccus unterscheidbar. Seiner Chitineinlagerung kommt weniger Bedeutung zu, weil selbst unter einheitlichem Rassenmaterial deutliche Unterschiede gefunden werden. Im Prinzip handelt es sich beim Ligament um eine umgefaltete, daher doppelt erscheinende Chitinleiste, die in ihrer Mitte eine Aussackung erfahren hat. Die zentral gelegene Leiste — manchmal schwache, akzessorische Chitinwülste aufweisend — ist indirekt für die veränderte Stellung des Knopfes nach der Kopula verantwortlich. Sie setzt sich nämlich bei allen Zygaenengenitalien nicht nur oralwärts durch den Saccus fort, sondern besitzt auch in analer Richtung eine ovale Chitinplatte, welche wiederum durch eine Membran mit dem kleinen Haftfeld in Verbindung steht. Bei der Kopulationsverlegung des Aedoeagus folgen die an ihm inserierten Anhänge in einer Weise, welche die im folgenden Abschnitt präzisierten Deformierungen verstehen läßt.

Als weitere Greifwerkzeuge finden wir zwei den Apparat seitlich umschließende Valven (Lateralklappen, Genitalklappe, Parameren, Harpen). Ihre Insertionsstelle ist an der proximalen Ligamentleiste und der bereits erwähnten Uncusbasis zu suchen, von denen sie auch leicht abzutrennen sind. Die Valvenform ist relativ konstant. Valven von ovaler Gestalt oder von rechteckiger Form mit abgerundeten Ecken sind bei den Zygaenen vorherrschend. Ihre konkave Fläche ist regelmäßig, bei den verschiedenen Gruppen aber in recht unterschiedlicher Dichte mit Haaren und Borsten zum Festhalten des Weibchens besetzt. Valvenanhänge (Ampullen), wie sie aus anderen Lepidopterenfamilien bekannt sind, kommen bei den Zygaenen nie vor.

Das Chitinrohr, in der Literatur einheitlich als Aedoeagus (Pensisscheide)

bezeichnet, ist verhältnismäßig einfach gebaut. Die dorsal gelegene Einmündungsstelle des Ductus ejaculatorius am oralen Teil ist bei Species mit schwacher Chitinisierung nicht immer einwandfrei zu erkennen. Die Vesica (Penisblase) mit ihrem Dornenfeld liegt im Ausgangsstadium in den zentralen Partieen des Rohres. Nach der Kopulation ist stets eine Verlagerung in analer Richtung festzustellen. Die Funktion und Bedeutung der Vesica, die manchmal auch mit kräftigen Einzeldornen ausgerüstet sein kann, ist an anderer Stelle ausführlich beschrieben, weshalb ich hier nicht näher darauf eingehe.[1])

Die dorsal und ventral am Aedoeagus-Ende inserierten Haftfelder sind infolge ihrer wechselnden Skulptur für die Zygaenen spezifisch. Aus anderen Familien, selbst bei der den Zygaenen nahestehenden Gattung *Procris* Walker (*Ino* Leach) sind mir keinerlei ähnliche Bildungen bekannt. Wir unterscheiden zwei Haftfelder, ein größeres dorsales (Lamina dorsalis, dorsal rasp) und ein meist zierliches, ventral gelegenes (Lamina ventralis). Die Lage dieser Haftfelder wird im nächsten Abschnitt behandelt, ich komme daher zuerst auf die anderen Merkmale zu sprechen.

Bis auf wenige Ausnahmen stellt das große Haftfeld eine kräftige Chitinmembrane von ovaler, meist spitz zulaufender Gestalt dar und zeigt stets dichte Dornenbewehrung. Zahlenmäßig gering sind Zygaenenarten mit schmalen, von der Basis bis zum Apex stark chitinösen Haftfeldern (*achilleae*-Gruppe). Auf Grund der Zahl, Größe und Anordnung der Cornuti lassen sich gewisse Typen aufzeigen, die ebenfalls später gekennzeichnet werden. Für systematische Zwecke jedoch weniger bedeutungsvoll ist die häufig zu beobachtende zahlenmäßige Variabilität und asymmetrische Verlagerung der Cornuti. Als recht eigentümlich am Bau der Cornuti erscheint die basale Blasenbildung, die ich nach ihrer Physiognomie mit einer Trichogenzelle bei Haaren und Borsten vergleichen möchte, wenngleich wir über ihre ontogenetische Bedeutung nichts aussagen können; sie wurde bei der zeichnerischen Darstellung der Haftfelder stets berücksichtigt. Ähnliche Blasen findet man an den Dornen der ventralen Felder, wo sie jedoch weniger auffällig sind. Dem kleinen Haftfeld konnte nur in wenigen Fällen Beachtung geschenkt werden; manche Arten entbehren überhaupt eines solchen ventralen Feldes (*olivieri*-Gruppe). Abschließend sei noch erwähnt, daß die Lamina dorsalis durch häutige Membranen sowohl mit dem konkaven Uncusteil, als auch mit dem ventralen Haftfeld verbunden ist.

Wir wollen uns jetzt mit der Topographie der infolge des Begattungsaktes veränderten Genitalanhänge befassen.

Wenn ich von Normaltypen spreche, meine ich damit Apparate, die keine Veränderungen aufweisen, sexuell also noch nicht betätigt worden sind. Um diese Ausgangsstellung der Zygaenapparate festzulegen, habe ich Tiere vor dem Schlüpfen abgetötet und auf diese Weise nur Normal-

---

[1]) Zander (32) bezeichnet den Aedoeagus erstmals als Chitinzylinder, welcher als eine den eigentlichen Penis umziehende Hautduplikatur anzusprechen ist.

formen erhalten. (Ebensolche Apparate lassen sich aus frischen „exlarva"-Tieren gewinnen).

Bei Normaltyp A ruht das große Haftfeld mit seiner Basis auf dem Analabschnitt des Aedoeagus und bildet gewissermaßen eine Fortsetzung des letzteren; das Dornenfeld der einseitig bewaffneten Lamina dorsalis kommt dabei centripedal zu liegen. Bei der Präparation habe ich stets versucht, jedes einzelne Dornenfeld in dieser gestreckten Ausgangslage einzubetten. Analog zum großen Haftfeld verhält sich die Lamina ventralis, falls eine solche ausgebildet ist. Auf Grund der geringen systematischen Bedeutung dieses kleinen Dornenfeldes habe ich hierfür keine Normalstellung gewählt. Die Vesica befindet sich bei Lage A im Chitinrohr in Höhe der beiden Haftfelder, und die immer vorhandenen Chitinschuppen oder Dornen stehen in analer Richtung. Das Vesica-Dornenfeld kann sich innerhalb des Aedoeagus begrenzt verlagern, wobei die Richtung der Dornen aber unverändert bleibt.

In der Lage B treffen wir einen hohen Prozentsatz aller Sammlungstiere an. Als grundsätzlicher Unterschied zu Typ A muß die veränderte Stellung der beiden Haftfelder angesehen werden. Das dorsale Haftfeld weist an seiner Basis eine Drehung auf, wodurch es in entgegengesetzter Richtung zu liegen kommt. Die Lamina ventralis ist ebenfalls basalwärts umgeschlagen; die Vesica ruht vor den Haftfeldern, hat sich also aus dem Aedoeagus geschoben. Eine Verlegung des ganzen Chitinrohres mit seinen Anhangsgebilden vom Ring weg, kann, muß aber bei Typ B nicht immer zutreffen. Die Dorsalabbiegung des Saccus in diesem Stadium wurde schon erwähnt, sie geht also mit der Aedoeagusverlagerung einher.

Als Kopulationsstellung betrachte ich das letzte Stadium, den Typ C. Die Umstülpung der stark verlängerten Vesica mit ihren dadurch obligatorisch oralgerichteten Cornuti und der analwärts durch den Basalring geschobene Aedoeagus zählt hier als Charakteristikum. Außer den Valven zeigen alle Anhänge, einschließlich den Uncusblasen eine starke Aufblähung.

Die Typenreihe A—C wurde nur der Anschaulichkeit wegen als gradueller Vorgang geordnet, in der Tat kann man aber gewisse Übergangsstadien antreffen, weshalb es jetzt von Interesse sein dürfte, den Bewegungsmechanismus zu beleuchten.

Die zitierten Formveränderungen der Anhänge sind auf einen Vorgang zurückzuführen, den ich als „Dislokation" bezeichnen will, und der seinen Ausgang mit der Verlegung der Vesica aus dem Chitinrohr nimmt. Der Aedoeagus erfährt dabei eine synchrone Verlagerung in analer Richtung und übt dadurch auf die direkt an ihm inserierten Teile einen Zug aus, der eine Verschiebung und „Aufblähung" bewirkt. Zweifellos wird diese Dislokation unter normalen Umweltbedingungen allein durch sexuelle Erregung veranlaßt, um dann seinen Kulminationspunkt bei der Vereinigung mit dem Geschlechtspartner zu finden. Beim Sexualakt gelangt nämlich die Distalpartie des Aedoeagus mit den Haftfeldern durch das Ostium bursae

in den Anfangsabschnitt des Ductus bursae, während die ausgestülpte Vesica zur Abgabe der Spermatophore bis zur Bursa copulatrix vordringt.

Da nun zahllose Beobachtungen über die außerordentliche Kopulationsfreude der Zygaenen, auch nach der Begattung, bekannt sind, müssen wir uns fragen, ob nach Auflösung der Sexualverbindung die Ausgangslage (Typ A) wieder erreicht werden kann und eine erneute erfolgreiche Kopula diese Ausgangslage voraussetzt.

An lebenden, als auch an frisch getöteten Tieren konnte ich feststellen, daß das Männchen nach der Begattung, d. h. nach Erreichen von Typ C, meist imstande ist, eine Genitallage wiederherzustellen, die dem zitierten Typ B annähernd entspricht. Bei dieser teilweise reversiblen Dislokation kommt dem Tier die Druckwirkung der Hämolymphe zustatten.[1]) Wieweit jedoch mit dem Nachlassen des Blutdrucks und der aktiven Zurückziehung der Vesica (mittels Retractormuskeln, die am Aedoeagus und am Saccus angreifen) die anderen Teile gelockert und die Haftfelder wieder gestreckt werden können, richtet sich nach den durch die Kopula teils stark deformierten Chitinteilen und vor allem nach der Elastizität der Chitinmembranen; da die Chitineinlagerung eine unterschiedliche ist, werden wir stets individuelle Verschiedenheiten antreffen.

Wir können aber konstatieren, daß die männliche Zygaene nach der ersten Begattung im allgemeinen keine Genitallage mehr aufweist, die zuvor bestand, wofür auch die geringe Zahl der insgesamt angetroffenen A-Typen spricht.

Mit dieser Beobachtung besitzen wir gleichzeitig eine Erklärung für die Lage der Generationsorgane von Sammlungsstücken, bei denen der Typ B oder Übergangsstadien dazu in überwiegender Mehrheit angetroffen werden. Besonders unter meinen Serien von *Zygaena fausta* L., die aus Raupen gezogen waren und nur in beschränktem Umfange zur Begattung Gelegenheit hatten, ließ sich ein großer Prozentsatz in der bezeichneten Lage nachweisen, obgleich man bei solchen Tieren die Lage A erwartet. Bei diesen frischgeschlüpften Tieren kann es sich meines Erachtens nur um Individuen handeln, bei denen sich entweder durch Sexualerregung eine partielle Dislokation des Genitals einstellte, oder sich die Lage B infolge anderer Reize manifestiert. Da wir über die inneren physiologischen Zustände (Erregungszustand, Nachwirkung von vorangegangenen Reizen) wenig unterrichtet sind, vermögen wir auch nicht präzise zu entscheiden, inwieweit äußere Reize (Druck, Betäubung) Bewegungsreaktionen am Sexualapparat auslösen; eine nähere Einsicht in die kausalen Zusammenhänge dieser Vorgänge dürfte daher nicht leicht gelingen. Wir können aber feststellen, daß die Normallage des Genitals als Vorbedingung einer erfolgreichen Kopula nicht gegeben sein muß: Erstens durch den Umstand, daß jedem Sexualakt offenbar ein Reiz vorausgeht, der eine gewisse Dislokation zur Folge hat; zweitens durch die Tatsache, daß ein und dasselbe Männchen imstande ist, mehrere

[1]) Nach den Ausführungen von Drosihn, Harnisch und anderer Autoren wird die Ausstülpung der Vesica allein durch den Blutdruck bewirkt.

Kopulationen einzugehen, wir indessen beobachteten, daß die Situation A nach einer Begattung nicht mehr eingenommen werden kann.

An Hand eines weiteren Beispiels möchte ich nun die schon einleitend hervorgehobene Beeinflussung unserer Studien durch die Dislokation unterstreichen. Während beim Vergleich der Genitalmorphologie von zwei sich nicht nahestehenden Arten die jeweilige Lage des Apparates in der Regel eine untergeordnete Rolle spielt, ändern sich die Verhältnisse, sobald man nahverwandte Species vergleicht oder den Versuch unternimmt, Unterschiede zwischen Großrassen einer Art zu ermitteln. Die Formänderungen am großen Haftfeld der *Agrumenia*-Gruppe zeigen dies deutlich. Kurz oberhalb der Basis bis zum Apikalende sind hier die Cornuti parallel gelagert mit apikal-gerichteten Dornen. Zwischen den zentralen Dornenreihen schaltet sich eine schwach chitinöse, weit dehnbare Hautfalte ein, die es ermöglicht, daß es bei Typ C zu einer Haftfeldaufblähung kommen kann. Die Hautfalte ist bei Typ C straff gespannt, und die Cornuti zeigen eine vom Typ A stark abweichende Anordnung.

Bei Unkenntnis der Sachlage gewinnt man beim Vergleich der Haftfelder beider Typen den Eindruck, daß es sich in diesem Fall um zwei verschiedene Arten oder um eine Species mit sehr großer Variationsbreite handeln muß. Diese Annahme könnte durch Überprüfung der anderen, ebenfalls abgeänderten Anhänge des Typus C noch bekräftigt werden. [1])

Bei Anfertigung meiner Genitalpräparate achtete ich daher besonders auf eine einheitliche Präparationsweise, um für die unumgänglichen Vergleiche dieselben Voraussetzungen zu schaffen. Bis auf wenige Ausnahmen, repräsentieren meine Zeichnungen resp. Fotos die Normallage von Typus A.

III. Präparationsweise und Material

Um die chitinösen Teile des männlichen Genitalapparates freizulegen, bediente ich mich der Mazerationsmethode. In diesem Aufweichverfahren wird das letzte Drittel des Abdomens in einer starken Lauge, am besten in einer 20%-igen Kalilauge gekocht, die an den Außenorganen haftenden Schuppen, Haare und Borsten, sowie die Weichteile entfernt und dann der ganze Apparat in Aqua destillata gespült. Um die spätere Klarheit der Umrisse nicht zu beeinträchtigen, folgt daraufhin die Beseitigung der häutigen Membrane, die besonders unterhalb des Uncus zu finden sind. In diesem Zustand läßt sich der Gesamtapparat so zur Abbildung bringen, daß sich seine Größenverhältnisse und Funktionen gut demonstrieren lassen.

Die nachfolgende Arbeit führte ich, wie die vorhergegangene Entfernung der „Schlieren" etc. unter dem binokularen Präpariermikroskop bei

[1]) Hierin sehe ich die Ursache der Fragwürdigkeit einer Reihe älterer Art-Benennungen, die allein auf Grund von beobachteter Genitaldivergenz erfolgten.

einer Vergrößerung aus, die jeweils der Größe des Objekts entsprach. Die Weiterpräparation, nämlich die Zerlegung des Apparates in seine Einzelteile, erfordert, wenn sie ohne Beschädigung vonstatten gehen soll, viel Übung.

Speziell für die Zygaenen ist die Methode der Zerlegung neu. Eine weniger weitgehende Trennung der Genitalarmaturen hat Drosihn für die Pieriden durchgeführt, indem er nur die Valvae und den Aedoeagus vom Ring entfernte. Der Zygaenenapparat läßt aber, wie schon Hewer erkannt hat, eine noch weitere Aufteilung zu. Uncus und Ligament sind leicht voneinander zu lösen, während das Abtrennen der Haftfelder vom Aedoeagus schwieriger ist. Wie man später sehen wird, hat sich diese Methode besonders bei Reihenuntersuchungen als vorteilhaft erwiesen. Andere Zygaenen-Spezialisten wählten für ihre Studien der Einfachheit halber das Verfahren von Pierce, das sich mit einem bloßen Ausbreiten der zusammenhängenden Organe und Organteile begnügt. Daß die Verlagerung und Aufblähung der Chitinteile durch die Kopulation häufig Ursache von präparatorischen Schwierigkeiten sein kann, habe ich schon eingangs bei der Typenbeschreibung erwähnt. In allen Fällen versuchte ich vor der Zugabe von Alkohol die Anhänge so planzulegen, wie sie später zur Abbildung gelangten. Ein Zurechtbiegen in die gewünschte Lage nach der Einwirkung der Alkoholreihe und Xylol ist in der Tat unmöglich. Das Einbetten zwischen Objektträger und Deckglas erfolgte mit einem Kanadabalsam-Ersatz (Merck). Andere Einschlußmittel haben sich für Genitalpräparate nicht bewährt. Aufhellungs- und Färbemittel wurden nicht verwendet.

Die auf diese Weise gewonnenen Dauerpräparate wurden zum Trocknen ca. 14 Tage an einem warmen, staubfreien Ort aufbewahrt. Nach dieser Zeit war ein Verschieben des Objekts innerhalb des Mediums nicht mehr möglich und es konnte zur zeichnerischen Abbildung und zur Anfertigung der Mikrofotogramme geschritten werden.

Zu Beginn meiner Genitalstudien fertigte ich meine Umrißzeichnungen mit dem Abeeschen Zeichenapparat an, welcher später durch den sich als sehr praktisch erweisenden neuen Leitz-Zeichenapparat ersetzt wurde. Die gezeichneten Einzelteile, als auch die Mikrofotos der Haftfelder (*fraxini*- und *olivieri*-Gruppe) wurden mit der Leica IIc aufgenommen.

Infolge der unterschiedlichen Größenverhältnisse der Genitalapparate ließen sich die einzelnen Anhänge, auch innerhalb einer Artengruppe, nicht immer in einem einheitlichen Maßstab zur Abbildung bringen (S. 156). Standen mir von den einzelnen Species mehrere Exemplare zur Verfügung, wurde der dem Durchschnittswert am nächstliegende Genitalapparat abgebildet. Bei seltenen Arten mußte ich mich mit nur einem vorliegenden Stück begnügen.

IV. Spezieller Teil

Variabilität der männlichen Genitalorgane, ermittelt an Zyg. fausta L. und Zyg. carnicolica Scop.

Literaturangaben über beobachtete Variabilität bei den Zygaenengenitalien sind nur in geringer Zahl bekannt und wir können sie, da sie sich auf keine Abbildungen und Zahlen von Reihenuntersuchungen stützen, nur als jeweilige Ansicht der Verfasser werten (Bethune-Baker, Koch, Reiß). Bevor ich zur Variabilitätsfrage Stellung nehme, soll in kurzen Worten die technische Voraussetzung der hierfür notwendigen Untersuchungen gestreift werden. Die ausgearbeitete Präparationsmethode (S. 136/137) kommt uns besonders bei variationsstatistischen Vergleichen zustatten. Sie gewährleistet eine einheitliche Erfassung der Materie und bringt gleichzeitig eine Anordnung der Einzelarmaturen in der Reihenfolge ihres systematischen Wertes. Über die Bedeutung der Dislokation gerade für Reihenuntersuchungen bedarf es nach meinen Ausführungen keines weiteren Hinweises. Wie wir gesehen haben, ist der Genitalapparat der Zygaenen ein kompliziertes, durch Messungen schwierig festzulegendes Gebilde.

Wir müssen daher unsere näheren Betrachtungen auf Einzelteile des Apparates lenken und unsere Messungen auf die Valven beschränken, da sie den einfachsten Bau mit klaren Umrissen besitzen. Wenn diese Greiforgane auch nicht ideale Objekte für Messungen abgeben, vermag man doch an Hand davon die Größenvarianten und die Ausmaße der Kopulationsorgane und ihre Beziehung zur Größe des Tieres zu ersehen.

Um nun zu einem objektiven Bild über die Variabilität einzelner Zygaenenarten zu gelangen, wählte ich auf den Rat von Herrn Prof. Dr. Burgeff zwei „gute" Species aus dem Subgenus *Agrumenia* Hbn.: *Zygaena fausta* L. und *Z. carniolica* Scop.

Aus zwei Gründen erwiesen sich diese Arten als ausgezeichnete Objekte: Von beiden Arten mit ihren Subspecies, Rassen und Populationen war Untersuchungsmaterial in mehr oder weniger großer Zahl vorhanden und damit die Materialfrage geklärt; zum zweiten repräsentiert *Z. fausta L.* eine gerichtet-variable, *Z. carniolica* Scop. hingegen eine stabile Genitalform.

Zygaena fausta L. mit ihren Subspecies gehört dem genitalmorphologisch variablen Typus an. Dies geht schon aus oberflächlichen Vergleichen an ♂-Genitalien zwischen Vertretern verschiedener Varietäten deutlich hervor. Unterschiede sind sowohl in den Größenverhältnissen, als auch in der Form der Einzelarmaturen zu finden. Ob die Genital-Variabilität der *Zygaena fausta* L. im allgemeinen sehr groß ist, ohne daß sich dadurch Rassen abtrennen lassen, oder ob diese Varianten rassenspezifischen Charakter tragen, sollten die Reihenuntersuchungen zeigen. Zur Untersuchung dienten mir 112 Falter, davon 60 von der ssp. *agilis* Reiß aus dem Main- und Taubertal. Im einzelnen lagen mir von folgenden Rassen und Standorten zwei oder mehr Exemplare vor:

ssp. *agilis* Reiß	Aschfeld / Wern
" " "	Gambach / Main
" " "	Retzbach / Main
" " "	Erlabrunn / Main
" " "	Veitshöchheim / Main
" " "	Berg Kallmuth / Main
" " "	Marktheidenfeld / Main
" " "	Königshofen / Tauber
" " "	Bad Mergentheim / Tauber
ssp. *suevica* Reiß	Herrlingen bei Ulm / Donau
" " "	Blumberg / Baar
ssp. *jucunda* Meiss.	Wallis
var. *genevensis* Mill.	Mt. Salève
ssp. *apocrypha* L. Ch.	Digne
" " " "	Sisteron
ssp. *fausta* L. (= *nicaeae* Stgr.)	Nizza
" " " " "	Grasse
ssp. *fortunata* Rmb.	Cognac / Charente
ssp. *junceae* Obth.	Pyrenäen
var. *pretiosa* Reiß	Alberracin
var. *oranoides* Sag.	Catalonien
ssp. *murciensis* Reiß	Murcia
ssp. *faustina* O.	Andalus. Atlantikküste
ssp. *baetica* Rmb.	Gibraltar

Wenden wir uns zuerst der Sonderfrage nach der Abhängigkeit der Größenverhältnisse der Sexualapparate von der Größe der Imagines zu und betrachten die Tabelle für die gefundenen Durchschnittswerte und Extremvarianten an den Valvae von *Z. fausta* ssp. *agilis* Reiß und ssp. *murciensis* Reiß.

Tabelle für die Durchschnitts-Varianten:

ssp. *agilis* Reis (n= 112)

Vorderflügel-Länge in mm	8.5	9.0	9.5	10.0	10.5	11.0	11.5
Linke Valve Σ Länge und Breite in mm	2.2	2.5	2.5	2.7	2.8	2.8	2.8
Σ Uncusbasis und Ligament in mm	2.6	3.0	3.0	3.2	3.2	3.3	3.3

Tabelle für die Extrem-Varianten:

ssp. *agilis* Reiss

Vorderflügel-Länge in mm	8.5	9.0	9.5	10.0	10.5	11.0	11.5
Linke Valve Σ Länge und Breite in mm	2.2	2.4 2.6	2.4 2.6	2.5 2.9	2.7 3.0	2.7 3.0	2.8
Σ Uncusbasis und Ligament in mm	2.6	2.9 3.1	2.9 3.1	3.1 3.3	2.9 3.4	3.1 3.4	3.3

Tabelle für die Durchschnitts-Varianten:

ssp. *murciensis* Reiss (n= 14)

Vorderflügel-Länge in mm	10.5	11.5	12.0
Linke Valve Σ Länge und Breite in mm	2.7	2.9	2.9
Σ Uncusbasis und Ligament in mm	3.3	3.6	3.6

Tabelle für die Extrem-Varianten:

Vorderflügel-Länge in mm	10.5	11.5	12.0
Linke Valve Σ Länge und Breite in mm	2.7	2.9 3.0	2.7 3.1
Σ Uncusbasis und Ligament in mm	3.3	3.5 3.7	3.4 3.7

Beide Valven wurden den Messungen unterzogen, in der Tabelle finden wir aber nur die linke Valve berücksichtigt. Diese vereinfachte Darstellung hat auf das Gesamtbild keinerlei Einfluß, da die linke Valve der rechten in Form und Größe nahezu völlig entspricht und irgendwelche Abänderungen auf individuelle Anomalie oder nicht ganz einwandfreie Präparation zurückzuführen sind.[1]) Von der Valve wurde die Summe aus Länge (Insertionsstelle-Analteil) und Breite, vom Ring die Summe aus Uncusbasis und Ligament in mm angegeben.

Die Tabellen zeigen sehr deutlich die Abhängigkeit der Valvenmaße von der Flügelgröße, d. h. die Größe des Genitalapparates von *Z. fausta* L. verhält sich proportional zur Flügellänge. Die an den Valven gefundenen Beziehungen bestätigen auch meine Messungen am Ring. Wie wir aus den Tabellen ersehen, entsprechen die hier gefundenen Zahlenwerte denen der Valven. Da sich nun nicht jede *fausta*-Rasse neben ihren physiognomischen Merkmalen auch in der Flügelgröße deutlich unterscheidet, die Größenvarianten von Rassen und Populationen sich aber vielfach überschneiden, dürfte die Größe des Kopulationsapparates zur Rassenunterscheidung nur bedingt brauchbar sein. Daher wollen wir jetzt das Hauptaugenmerk auf die Form richten und später als Ergänzung die Größenverhältnisse in unsere Betrachtungen mit einbeziehen.

[1]) Letztere Fehlerquelle wird m. E. kaum ganz auszuschalten sein, da das Planpressen der unterschiedlich chitinösen Valven nicht immer vollständig und gleichmäßig gelingt.

Das Dorsalhaftfeld ist bei allen Vertretern der *fausta*-Gruppe (mit *Z. oreodoxa* Marten und *Z. algira* Dup.) einheitlich gebaut. Das Variieren seiner Cornuti in Zahl und Anordnung hält sich in engen Grenzen, ohne daß Rassencharaktere festzustellen sind. Dasselbe trifft für die Valven, den Aedoeagus, sowie für die Bedornung der Vesica zu. Mit dem Ligament und dem Uncus sind uns aber brauchbare Unterscheidungsmittel an die Hand gegeben. Beim Vergleich größerer Serien der süddeutschen mit spanischen Rassen lassen sich bestimmte Formen des Knopfes (Saccus) am Ligament beschreiben. Die Rassen der Iberischen Halbinsel neigen zur Ausbildung eines breiten, nahezu rechteckigen Saccus, während bei den süddeutschen Varietäten die Saccusform größtenteils knopfartig ist. Übergangsformen kommen als Extremvarianten beiden Vertretern zu.

Die übrigen *fausta*-Varietäten können wir mit Hilfe der Ligamentformen nicht auseinander halten, ich gelangte aber zur Überzeugung, daß sich bei größerem Serienmaterial auch dort rassenmäßige Anhaltspunkte finden lassen. Deutlicher als beim Ligament sind indessen die Unterschiede der rassenspezifischen Bildungen der Unci. Durch Messungen lassen sich auch diese Teile nicht erfassen, ebensowenig kann man die diversen Formen mit ihren subtilen Differenzen durch Worte charakterisieren. Besser als jede Beschreibung geben meine Abbildungen die Formenverschiedenheiten und Größenverhältnisse wieder. Bei der *fausta*-Gruppe möchte ich u. a. auf Grund des Uncusbaues zwei Extreme unterscheiden: ssp. *agilis* Reiß und *Z. algira* Dup. Beide Formen sind im Uncus mehr oder weniger durch Zwischenglieder der arealmäßig angrenzenden (vikariierenden) Rassen verbunden. Wie der synoptischen Aufstellung zu entnehmen ist, kann die Variationsbreite der *fausta*-Formen beträchtlich sein. Einige Genital-Varianten der ssp. *murciensis* Reiß z. B. passen in Größe und Struktur durchaus zu ssp. *faustina* O., was andererseits auch für ssp. *agilis* und *suevica* gilt. Letztere Rasse ist wohl kräftiger als *agilis*, ihre Unci-Varianten überschneiden sich jedoch stark.

An Hand der Uncusform ist man also in der Lage, arealmäßig sicher getrennte *fausta*-Rassen einwandfrei zu unterscheiden. Zwischen benachbarten Varietäten findet man in den Anhängen transitive Formen, sodaß bei der Ermittlung der Rassenzugehörigkeit größere Serien notwendig werden.

Zygaena carnicolica Scop.

Von folgenden Rassen wurden Genitalpräparate erstellt:

ssp. *modesta* Burgeff
ssp. *carynthiae* Koch
ssp. *dulcis* Burgeff
ssp. *diniensis* H.-S.
ssp. *suavis* Burgeff
ssp. *onobrychis* Esper
ssp. *amasina* Stgr.
ssp. *taurica* Stgr.
ssp. *achalzichensis* Reiß
ssp. *praestans* Obth.
ssp. *demawendi* Holik

Von der ssp. *modesta* Burgeff aus dem Main- und Taubergebiet konnte außerdem Serienmaterial bis zu 20 Individuen je Population untersucht werden.

Die Vertreter der *modesta*-Populationen zeigen in der Form der Armaturen und in der Behaarung der Uncushörner keine abweichenden Varianten. Bei den benachbarten Formen, var. *interposita* Burgeff und ssp. *onobrychis* Esper, liegen die gleichen Verhältnisse vor. Bei den habituell größeren und kräftigeren Rassen von Velden (*carynthiae* Koch) und Digne (*diniensis* H.-S.) glaubte ich anfänglich rassenmäßige Anhaltspunkte im Genitalbau gefunden zu haben. Weitere Untersuchungen ließen mich aber erkennen, daß zwischen sämtlichen *carniolica*-Rassen einschließlich der Formen vom Taurus, Differenzierungsunterschiede im Genital nicht vorhanden sind. Die vermeintlichen Unterschiede beruhen auf relativ größeren Kopulationsapparaten oder der bei allen Rassen zu findenden unterschiedlichen Chitinisierung der Anhänge. Es soll betont werden, daß damit keine rassenspezifischen Merkmale vorliegen.

Beide Zygaenenarten, *fausta* L. und *carniolica* Scop. mit ihren zahlreichen Rassen, die bearbeitet werden konnten, vermitteln uns eine annähernde Vorstellung über die Grenze der Variationsbreite und unsere Möglichkeit der Rassenunterscheidung mittels genitalmorphologischer Charaktere.

Es könnte jetzt der Einwand erhoben werden, daß mehr als hundert palaearktische Zygaenenarten bekannt seien, die Variationsmöglichkeiten der Genitalien für die besprochene Gattung daher an Hand zweier Arten nicht erschöpfend behandelt sein könnten. Hierzu sei folgendes festgestellt: Zu Beginn meiner Studien erschien es mir unumgänglich, Reihenuntersuchungen bei sämtlichen Zygaenenarten durchzuführen, doch wurde dieser Gedanke durch die Schwierigkeit der Materialbeschaffung als undurchführbar verworfen.[1]) Zudem zeigte es sich im Laufe der Untersuchungen, daß es bei einer sehr großen Zahl von Species gar nicht erst notwendig ist, viele Tiere heranzuziehen, um eine Vorstellung der jeweiligen Verhältnisse zu erhalten. Diese Species oder Subspecies sind nämlich in Gestalt und Skulptur des Genitals konstant und weisen Größenunterschiede auf, die wir bereits für *carniolica* angeführt haben.

Eine weitere Zahl von Zygaenenarten stellen Übergänge zum variablen Typus dar, wieder andere zeigen Verhältnisse, die wir bei *fausta* kennengelernt haben oder eine noch weitere Steigerung der Variabilität zeigen (*loyselis*-und *cuvieri*-Gruppe), wodurch eine Transgression zu einer oder mehreren Species gegeben ist. Es handelt sich dann um Zygaenen, deren Genitalbau wohl noch nicht spezifisch genug ausgebildet ist, aber dennoch die systematische Stellung zu Nachbarformen präzise erkennen läßt.[2]) Bei der Aufzählung der genitalmorphologischen Merkmale der bearbeiteten Zygaenen

[1]) Ich verweise auf die große Seltenheit von ca. 3 Dtz. asiatischer Arten, die nur in wenigen Exemplaren bekannt sind.

[2]) In Einzelfällen müssen wir auf eine selbst die Grenze der Artengruppe überschreitende Artunspezifität der Organe schließen.

veruche ich meine Beobachtungen über die einzelnen Species auch in dieser Richtung wiederzugeben. Bei vielen Arten war ich in der Lage, nicht nur Vertreter der Nominatrasse, sondern auch die dazugehörenden Varietäten in Anzahl zu untersuchen (*Z. purpuralis* Brünn.; *Z. scabiosae* Schev.; *achilleae* Esp. u. a.). Ich gewann dabei den Eindruck, daß sich wie bei *fausta*, möglicherweise auch bei anderen Arten (*Z. scabiosae* Schev. u. *Z. transalpina* Esp.) durch Auswertung größerer Serien rassenspezifische Genitalformen finden lassen.

Die Unabhängigkeit der Armaturen in Form und Chitinisierung von Umweltfaktoren.

Meine bisherigen Ausführungen über die Variabilität beschränkten sich auf Individuen mit normalen Zeichnungscharakteren der Flügel. Mehr oder weniger selten finden sich unter jeder Population, z. B. von *Zyg. carniolica* Scop., je nach Rasse, Biotop resp. Kleinklima, durch Umweltfaktoren beeinflußte, d. h. modifizierte Formen. Solche Modifikanten verdanken ihre Entstehung — wie Versuche gezeigt haben — extremen Temperaturen, die während der Ausdifferenzierung des Flügelmusters, also in einer sensiblen Periode, auf das Puppenstadium eingewirkt haben.

Um nun den Einfluß der hohen Temperaturen auf die Ausbildung der männlichen Genitalorgane zu ermitteln, bediente ich mich einer Anzahl experimentell erzeugter Modifikanten, bei denen eine Abänderung der normalen Fleckenzeichnung ausgeprägt ist: *Z. carniolica* ssp. *modesta* mod. *amoena* Stgr. und *Z. fausta* ssp. *agilis* mod. *bicolor* Obth.

Das Ergebnis war negativ, denn bei keiner Modifikation der beiden Arten ließ sich ein in Form und Größe abweichender Genitalbau finden. Nur bei zwei Vertretern der mod. *bicolor* (Temperaturversuch 1949) war ein geringfügiges Nachlassen der Chitineinlagerung zu konstatieren. Die Genitaluntersuchung von *Z. carniolica* und *Z. fausta,* die ein weniger stark modifiziertes Flügelmuster besaßen, zeitigten ebenfalls normale Verhältnisse.

Für unsere systematischen und paarungsphysiologischen Betrachtungen sind diese Beobachtungen von großem Wert, denn die Stabilität der Armaturen gegenüber Umwelteinflüssen unterstreicht die Brauchbarkeit der Genitalmorphologie als systematisches Hilfsmittel und rechtfertigt die Ansicht, daß der Genitalapparat bei Aufspaltung von Arten und Rassen weniger schnell der Flügelzeichnung und anderen Merkmalen zu folgen und das Verwandtschaftsverhältnis daher am sichersten zu zeigen vermag (*Z. fausta* L. und *Z. algira* Dup.).

Treten Variationen der Geschlechtsapparate innerhalb der Arten auf (z. B. bei *Z. fausta*), so sind sie abhängig von den erblich fixierten Varianten der Flügelzeichnung.

Die Bedeutung der einzelnen Anhänge für die Systematik.

Nachdem die allgemein-morphologischen Einzelheiten der Genitalarmaturen zur Beschreibung und Abbildung gelangt sind, soll nun die wertmäßige Beurteilung der Anhänge in der Reihenfolge, wie sie mir als Gruppierungsmerkmal dienten, besprochen werden.

Das große Haftfeld (Lamina dorsalis) ist hier an erster Stelle zu nennen, denn es zeichnet sich durch eine Differenzierung aus, die nur den Zygaenen eigen ist. Seine charakteristische Skulptur, d. h. die spezifischen Formbildungen und unterschiedliche Besetzung mit Cornuti lassen es zum wichtigsten Hilfsmittel werden. Eindeutig spezifische Unterschiede zwischen der *fraxini-* und *olivieri*-Gruppe z. B. finden sich nur in den Bildungen des Haftfeldes und der Vesica.

Nach der von mir vorgenommenen Unterteilung haben Species innerhalb einer Gruppe bezüglich der Anordnung und Größe der Dornen stets einheitliche Haftfelder. In Analogie zu anderen Details unterliegt auch das Haftfeld einer begrenzten Variabilität.

Der Uncus (Tegumen) steht dem Dorsalhaftfeld bewertungsmäßig wenig nach; rassenspezifische Uncibildungen lassen sich z. B. für *Z. fausta* nachweisen.

Haftfeld und Uncus vermögen also deutliche Hinweise auf Art- resp. Gruppenzugehörigkeit zu geben, alle anderen Armaturen erweisen sich nur im Zusammenhang mit diesen Organen brauchbar.

Das Ligament zeigt bei vielen Arten eine Tendenz zu einer weitgehenden Formvariabilität und unterschiedlichen Chitinisierung (*cuvieri*-Gruppe). In Einzelfällen ist ausgezeichnete artspezifische Saccusbildung vorhanden (*Z. alluaudi, Z. hilaris* u. a.).

Die Valvae besitzen eine auffallend konstante Form. Gruppenmerkmale werden nur vereinzelt angetroffen (*achilleae-* und *ephialtes*-Gruppe).

Für den Aedoeagus läßt sich eine Konformität zwischen diversen Arten konstatieren. Einen auffälligen Bau hat die *achilleae*-Gruppe.

Das Ventralhaftfeld und die Vesica vermögen ebenfalls nur bedingt zur Charakterisierung der Artengruppen beizutragen.

Einige Arten weisen im Bau ihrer Anhänge eine gewisse Korrelation auf, was diese Species u. U. charakterisiert. Bei Arten mit schwach besetzter Vesica findet sich ein kräftiges Ventralhaftfeld, wo ein ventrales Feld aber fehlt oder nur gering zur Ausbildung gelangt ist, tritt eine stark chitinöse Vesica auf. Diese Wechselbeziehung stimmt mit meinen Resultaten bei der „Typenbeschreibung" überein, denn dort sind die Cornuti der Vesica in Kopulationsstellung in derselben Lage wie das Ventralhaftfeld angegeben. Es unterliegt m. E. keinem Zweifel, daß bei der Kopulation eine kräftige Vesica das Ventralhaftfeld insofern zu ersetzen vermag, als sein Bau und seine Fixation es gestatten, gleichermaßen als Widerlager für den Aedoeagus im weiblichen Abdomen zu fungieren.

Hieraus ergibt sich, daß man auf Grund eines Anhanges allein, wie z. B. des großen Haftfeldes, die Gruppenzugehörigkeit sehr wohl ermitteln

kann, zur Art- und Rassenkennzeichnung aber ein genaues Abwägen sämtlicher Details erforderlich ist.

Tutt (30), resp. Bateson hält bei der Aufzählung der einzelnen Teile eine ähnliche Reihenfolge ein.

Hewer (13) führt bei den männlichen Armaturen die Valven an erster Stelle an. Uncus und Dorsalhaftfeld folgen erst in zweiter Linie. Die Valven der Zygaenen stellen im Gegensatz zu denen der übrigen Heterocerengenera ein unkompliziertes Gebilde ohne „Ampullen" dar, weshalb ich sie keineswegs für die wichtigsten Anhänge qualifiziere.

V. Allgemeiner Teil

Der taxonomische Wert des männlichen Genitalapparates der Zygaenen.

Die fortschreitenden Erkenntnisse über die systematische Brauchbarkeit der Geschlechtsorgane haben dazu beigetragen, eine Reihe von Fragen aufzuwerfen, die schon in der Einleitung gestreift wurden. Darüber hinaus eröffneten sich neue Gesichtspunkte, über die man früher hinweggesehen hat, da sie nicht direkt zur Erweiterung und Erleichterung der Klassifikation verhalfen.

Es ist nicht beabsichtigt, das Für und Wider der Ansichten zu diesem Thema zu besprechen und altbekannte Hypothesen zu wiederholen; es sollen aber einige vieldiskutierte und uns hier interessierende Beobachtungen und Schlußfolgerungen älterer und namhafter Autoren zu Worte kommen, da die Gattung *Zygaena* nicht in die seitherigen Betrachtungen mit einbezogen worden ist.

Eine früher weit verbreitete Meinung besagt, daß bei „bonae species" zur Verhinderung von Bastardierungen, d. h. zur Reinerhaltung der Arten sehr große Unterschiede im Genitalbau ausgeprägt sein müssen. Petersen (22) stellt hierzu den Satz auf, daß „jede Schmetterlingsart (selbst aus den schwierigsten Gruppen) durch die Sexualorgane dermaßen wohl charakterisiert ist, daß man sie nach der Bildung der Organe mit Sicherheit erkennen kann". Er findet des weiteren „eine große Verschiedenheit in den äußeren Sexualorganen gerade bei nahe verwandten Arten" und spricht von der Unmöglichkeit einer Kreuzung zwischen nahestehenden Formen. Petersen sieht also in der Genitalmorphologie nicht nur einen dominierenden paarungsphysiologischen Faktor, sondern auch ein einwandfreies Hilfsmittel zur Artdetermination.

Das erste Zitat von Petersen wird schon nach kurzem Zeitabstand von Jordan (16) widerlegt, welcher Verfasser zeigt, daß es auch „viele Arten und selbst Genera gibt, die in den Genitalarmaturen nicht voneinander zu unterscheiden sind".

In der Folgezeit wurden weitere Gattungen und Familien auf diese Frage hin geprüft und die Ergebnisse lauten, soweit sie publiziert sind, keineswegs so einheitlich, daß man den voreiligen Verallgemeinerungen von Petersen beipflichten könnte. Drosihn (9) findet z. B. an anderen Lepidopteren-Gattungen zwischen verwandten Species z. T. geringfügige, aber konstante morphologische Genitalabweichungen und führt daneben den Nachweis einer starken Genitalverschiedenheit zwischen einzelnen sich nahestehenden Arten aus anderen Gruppen. Wir erhalten dadurch einen Begriff von der Mannigfaltigkeit der Kombinationen der Schmetterlingsgenitalien nicht nur in morphologischer Hinsicht, sondern auch über die systematische Verwertbarkeit derselben.

Um nun die Zygaenen danach zu untersuchen, wollen wir nochmals auf den zitierten Befund am Genital von *Zyg. trifolii* Esp. und *Zyg. lonicerae* Schev. zurückkommen. Wir erkennen sofort, daß die von Petersen verfochtene These nicht ohne weiteres für die hier besprochene Gattung anzuwenden ist. Nicht nur die gefundenen konformen Genitalien der genannten Arten sprechen dagegen, sondern auch die ähnliche oder übereinstimmende Genitaldifferenzierung unter vielen anderen Arten, die nach biologischen Merkmalen als nahestehend bzw. verwandt gelten. Im Gegensatz dazu stehen ferner die auffallend häufigen Freilandfunde von Paarungen zwischen verwandten Species (z. B. *trifolii* ♂ x *lonicerae* ♀ und die reziproke Kreuzung), sowie in hohem Maße die Einzelbeobachtungen über Begattungsversuche zwischen Species mit großen Genitalunterschieden.[1]) Unter Umständen vermögen also nicht nur verwandte Zygaenen artwidrige Paarungen einzugehen, sondern auch heterogene Species. Eine Zweckmäßigkeit einer spezifischen Differenzierung am Genital läßt sich demnach nicht erkennen. Wenn wir, von einer teleologischen Deutung bestimmter Organbildungen absehend, nach den Literaturangaben die experimentellen und die im Freien beobachteten Bastardierungen zwischen verwandten und nichtverwandten Species zahlenmäßig abschätzen, sehen wir, daß hybride Vereinigungen zwischen fernstehenden Zygaenenformen besonders selten sind. Auf die Frage, ob solche Begattungen von Erfolg waren oder sein können, soll später eingegangen werden; es interessieren zunächst einmal Momente, die überhaupt der Förderung bzw. Hemmung von Zygaenenbastardierungen dienen. O. Holik (14) hat hierzu bereits vorbildliche Beiträge geliefert. Er führt die Ursachen der vielen artwidrigen Kopulationen sehr richtig auf den außerordentlich entwickelten Paarungstrieb, das enge Zusammenleben der verschiedensten Arten und den teilweise entsprechenden Bau der Kopulationsorgane zurück.

Über die enorme Kopulationsfreude der Zygaenen liegen auch von anderen Verfassern ausführliche Berichte vor, und das Auftreten von verschiedenen Arten auf eng begrenzten Biotopen ist eine allgemein bekannte und häufig zu beobachtende Erscheinung.

---

[1]) So fand ich u. a. die hybride Kopula *Zyg. ephialtes peucedani* Esp. ♂ x *Zyg. achilleae* Esp. ♀ (Veitshöcheim/Main, 30. Juni 1948).

Bilden nach den obigen Feststellungen die Genitalien kein Hindernis für artwidrige Paarungen zwischen nahverwandten Zygaenen, so können unterschiedliche Genitalien solche doch erschweren oder unmöglich machen. Beobachtet man z. B. mehrere Arten beiderlei Geschlechts auf einer von den Faltern bevorzugten Blüte, so wird man nicht selten Gelegenheit haben, Begattungsversuche zwischen einem Männchen und einem kopulationsbereiten Weibchen einer anderen Art zu verfolgen. In der Regel wird der Irrtum sofort vom männlichen Partner erkannt, andernfalls mißlingt der Versuch trotz Aufdringlichkeit des ♂ (infolge nicht passender Genitalteile oder anderer uns unbekannter Momente). Nur verhältnismäßig selten wird die hybride Kopula eingegangen, wozu dann die wenig spezifische Differenzierung der weiblichen Organe beiträgt, die bei der Hybridation erst gar kein mechanisches Hindernis aufkommen läßt: Die Teile der männlichen Gebilde korrespondieren also nicht zu denen im weiblichen Abdomen, eine Tatsache, welche wiederholt bei den bisherigen Genitalstudien an Schmetterlingen konstatiert werden konnte.

Wir kennen einen weiteren, die Begattung entscheidend beeinflussenden Faktor, der auch zur Verhütung von Bastardierungen dient. An Vertretern anderer Lepidopterengruppen hat man nachgewiesen, daß Bastardierungen von zwei sehr nahestehenden Arten trotz Genitalkonformität nicht vorkommen müssen (z. B. *Pieris rapae* L. und *P. napi* L.) und führte dies u. a. auf den vom weiblichen Falter ausgeschiedenen Duftstoff zurück. Auch bei Zygaenen kann man mit großer Wahrscheinlichkeit auf das Vorhandensein von Duftstoffen schließen: Bringt man ein noch nicht begattetes *fausta*-Weibchen zur Hauptflugzeit auf einen, auch von anderen Zygaenenarten bewohnten Flugplatz, so finden sich nach kurzer Zeit nur die arteigenen, stürmischen ♂-Bewerber ein, die auch das ihrem Gesichtssinn entzogene Weib zu finden wissen. Nach Vollzug der Kopula durch ein Männchen wird das Versuchstier nicht mehr angeflogen, die Wirksamkeit des artspezifischen Duftstoffes scheint damit erloschen, oder wenigstens stark nachzulassen.[1])

So dürfte auch bei den Zygaenen dem stark spezialisiert ausgebildeten Geruchsinn (makrosmatische Tiere) bei der Frage der Artisolation eine große Rolle zufallen. Durch das Zusammenwirken beider Komponenten, Duftstoff und Genitalbau, wird ein wahlloses Kopulieren verhindert und erreicht, daß arteigene Geschlechtspartner zur Paarung gelangen.

Verlaufen artwidrige Verbindungen erfolgreich, d. h. gelingt die Vereinigung der Partner und das Einführen der Spermatophore, so ist noch ein weiter Weg bis zu den Imagines. Dies beweisen uns die spärlich bekannten, experimentell gezogenen Hybriden, deren Eltern meist nahe verwandt sind (*trifolii* Esp. x *lonicerae* Schev., *transalpina* var. x *angelicae* var.). Verschiedenheit des Plasmas und der Chromosomen in Zahl und vor allem im Genaufbau (Genveränderung als vitalitätsmindernder Faktor) kann störend (oder hemmend) die Entwicklung der Bastardgeneration beeinflussen.

[1]) Die Fühler dienen als Perzeptionsorgane.

Rassenkreuzungen dagegen verlaufen im allgemeinen erfolgreicher. Bei Paarungen zwischen räumlich weit getrennten Varietäten wäre der Genitalbau bei bestehender morphologischer Divergenz (z. B. *Z. fausta* L.) als mechanische Schranke durchaus denkbar, doch handelt es sich hier um eine Erwägung, die nur bei experimentellen Paarungen Beachtung finden dürfte. Zudem zählen die meisten Zygaenenarten zu den Vertretern des konstanten Genitaltypus, welche in keinen ihrer Rassen bemerkenswerte Formunterschiede im ♂-Apparat zeigen und tatsächlich leicht miteinander kopulieren.

Ein weiteres mechanisches Hindernis für Rassenkreuzungen (ebenso für Artbastardierungen) könnte durch wesentliche Größenunterschiede auftreten; es sind aber Daten bekannt (z. B. erfolgreiche Paarung *Z. filipendulae germanica* Reiß ♂ x *filipendulae stoechadis* Bkh. ♀), die zeigen, daß die Größenunterschiede bei der Kopulation in der Regel überwunden werden. Wir können daher auch in den von der Norm abweichenden Größenverhältnissen (z. B. Hungertiere, die aus Raupen resultieren, welche unter Futtermangel litten) bei Individuen einer einheitlichen Population kein mechanisches Hindernis für die Propagationstätigkeit erblicken.

Nach diesen kurzen Betrachtungen über das Zygaenengenital hinsichtlich seiner paarungsphysiologischen Stellung, wollen wir versuchen, an Hand von Beispielen den Wert der Kopulationsorgane für die Artcharakterisierung festzulegen. Gleichzeitig sollen damit Mängel und Irrtümer aufgezeigt werden, die auf einmaligen Beobachtungen beruhen, und sich bis heute erhaltend, einer Korrektur entgangen sind.

Aus einer großen Zahl von Zygaenenformen, die hauptsächlich aus Mangel an biologischen und chorologischen Angaben nach einem spezifischen Genitalbau als gute Species angesprochen werden, ist u. a. *Z. smirnovi* Chr. als interessantes Beispiel zu nennen. H. Reiß berichtet 1932 in der Int. Ent. Ztg. Guben Nr. 43, p. 476 über diese Art: „Echte *smirnovi* stammen lediglich aus dem Achal-Tekke-Gebiet. Sie unterscheiden sich von *purpuralis* sehr weitgehend durch die Genitalien". Derselbe Autor verbessert sich nach seiner Entdeckung der *Z. sareptensis* Krul. als Art in den Mitt. d. Münchn. Ent. Ges. 1941, p. 995; „Was die nah verwandten *smirnovi* (mit *persica*) und *sareptensis* (mit ihren Subspecies) aber voneinander artmäßig scheidet, sind die männlichen Genitalien... *smirnovi* und *persica* haben längere und schlankere Uncushörner als *sareptensis* mit ihren Subspecies."

Diese Feststellung, von H. Reiß offenbar von einer anderen Publikation ohne Nachprüfung der Genitalien übernommen, bedarf einer Richtigstellung, die meinerseits nur auf Grund von Reihenuntersuchungen möglich ist.

Der grundsätzliche Irrtum beruht auf der Annahme, *purpuralis* ließe sich von *sareptensis* nicht nur durch den Bau des Dorsalhaftfeldes, sondern auch durch die Form der Uncushörner einwandfrei unterscheiden.

Das mir vorliegende Serienmaterial zeigt aber deutlich, daß sich die

Uncusspitzen beider Arten in ihren Extremvarianten überschneiden (fluktuierende Variabilität) und nur das Dorsalhaftfeld ein sicheres Kriterium bildet. Ich sah mich daher veranlaßt, *Z. smirnovi* Chr. mit diesen Species zu vergleichen und kam zu folgender Feststellung: *Z. smirnovi* ist von *sareptensis* deutlich durch den Bau des Dorsalhaftfeldes, und wie auch H. Reiß richtig konstatierte, durch längere Uncushörner getrennt. Da aber das Dorsalhaftfeld nicht mit dem der *sareptensis* identisch ist, sondern dem von *purpuralis* entspricht, ist meines Erachtens *smirnovi* am nächsten mit der letztgenannten Art verwandt und tatsächlich nur durch einen distal längeren Uncus von jener zu unterscheiden. Letzteres Merkmal zeigen die von mir untersuchten *smirnovi*, aber keine der anderen Zygaenenformen, weshalb ich mich der Meinung anderer Autoren anschließe und den artspezifischen Genitalbau als solchen anerkenne. Trotzdem möchte ich dieses Beispiel als Grenzfall betrachten, denn über die Uncus-Variabilität der *Z. smirnovi* Chr. auszusagen, ist mir an Hand weniger Individuen natürlich nicht möglich. Sie wird durch die Seltenheit dieser Tiere nicht leicht zu ermitteln sein.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Z. rosinae* Korb. Diese Zygaenenform glaubt man auf Grund des gleichartigen Baues der Genitalorgane mit *Z. formosa* H.-S. als Subspecies der *formosa* ansehen zu müssen. O. Holik räumt in der Ent. Ztg. Frankf. 1935, p. 31 der *rosinae* durch Aufzählen aller makroskopischen Differenzen zu *formosa* wieder Artrechte ein und schreibt: „Ich glaube, daß meine Ausführungen über die Unterschiede zwischen *Z. rosinae* Korb und der armenischen Rasse von *Z. formosa* H.-S. überzeugend genug sind, um der ersteren die Artrechte zu wahren".

Von *rosinae* (und *formosa*) liegen mir mehrere Präparate vor, die in allen Dorsalhaftfeldern ein von den übrigen *Coelestis*-Vertretern abweichendes Merkmal tragen. Nicht durch die Zahl, sondern allein durch die Anordnung und Ausbildung der distalen Cornuti der Lamina dorsalis, die am besten durch die Abbildungen zum Ausdruck kommen, ist *rosinae* von *formosa* und den anderen ihr nahestehenden Species einwandfrei zu unterscheiden. Die Ansicht von O. Holik kann somit an dieser Stelle durch meinen analogen Befund bestätigt werden. Wenn frühere Untersuchungen der Genitalien diesen Unterschied nicht zu Tage gefördert haben, dürfte dies auf die unzureichenden Präparationsmethoden oder eine Nichtbeachtung der verschieden möglichen Lagen des Genitals zurückzuführen sein.

Doch soll hier nicht übergangen werden, daß infolge oft geringer Prägnanz der Genitalunterschiede bestimmte Einzelteile, je nachdem man sie von diesem oder jenem Gesichtspunkt aus betrachtet, verschiedene systematische Bedeutung erlangen können. Bei den oben gezeigten Beispielen halte ich letztere Möglichkeit für unzutreffend, weil die Auffassungen über die wichtige Stellung des Dorsalhaftfeldes und des Uncus erfreulicherweise übereinstimmen.

Die Beispiele zeigen des weiteren, daß Species nicht immer durch den Genitalbau genügend charakterisiert werden und die Genitalmorphologie daher als Grundkriterium nur bedingt Verwendung finden kann.

Eine besondere Kategorie von Arten macht hiervon eine Ausnahme: Die später als monotype Gruppen gekennzeichneten Species, welche im Gegensatz zu den bisher besprochenen Arten eine besonders gut charakterisierte Genitalmorphologie besitzen. Bereits frühere Genitalstudien an mehreren dieser Arten haben deren systematisch isolierte Stellung erkennen lassen und gezeigt, daß der Genitalbau zu vielen anderen Merkmalen eine Parallele findet (*Z. centaureae* F. W.; *Z. cynarae* Esp.; *Z. corsica* Bsd. u. a.).

Wenn wir feststellen, daß sich nahestehende Arten durch einen ähnlichen Genitalbau mit teilweise minimalen Differenzen auszeichnen, könnte man versucht sein, diese morphogenetischen Beziehungen folgendermaßen zu definieren: Die Kopulationsorgane sind einander gleich, weil die Arten verwandt sind.

Nach dieser mit den obigen Resultaten im Einklang stehenden Definition können wir, auf unsere vorwiegend morphologischen Betrachtungen gestützt, auch auf die phylogenetischen Zusammenhänge der Arten und Gruppen hinweisen, die sich aus den Genitalbefunden ergeben und nicht zuletzt dadurch bekräftigt werden, daß sich bisher kein Fall einer „Konvergenzbildung“ nachweisen ließ. Von einer Aufstellung der Entwicklungsrichtungen der Zygaenenarten und -Gruppen mittels genitalmorphologischer Charakteristika soll indessen hier Abstand genommen werden, da eine solche schlechthin der Kombination aller erfaßbarer Faktoren, also nicht allein der primären Geschlechtsmerkmale, bedarf.

In den Jahren 1926 bis 1941 hat man verschiedentlich Versuche einer Neueinteilung bzw. einer Umgruppierung der früheren Artzusammenstellung dieser Gattung nach bestimmten Merkmalen unternommen, ist aber an der mangelhaften Kenntnis der Biologie und Verbreitung vieler asiatischer Arten gescheitert.

Da wir in der Morphologie der Kopulationsapparate aber ein exaktes und alle Arten umfassendes Kriterium für eine Gruppierung besitzen, welches weit über das der Flecken- und Flügelzeichnung zu stellen ist,[1]) will ich nun mit der Zusammenfassung der Zygaenenarten beginnen, indem ich die Formen nach Ähnlichkeit oder Verschiedenheit in Beziehung setze und Arten mit ähnlichem oder gleichem Genitalbau vereinige.

Ich bin mir wohl bewußt, daß die Aufteilung einer systematischen Einheit, wie es das Genus darstellt, wohl nach der Genitalmorphologie vorgenommen werden, dann aber im Sinne einer physiognomisch und physiologisch zu begründenden Systematik nicht den Anspruch auf ein definitives System erheben kann.

[1]) Ich erinnere an die physiognomisch große Ähnlichkeit der Falter von *Z. fausta* L. mit *Z. hilaris* Obth., zwei Species, die seither in einem und demselbem Subgenus untergeordnet waren, aber nachweislich weder biologisch noch genitaliter zusammengehören.

Ich möchte daher den provisorischen Charakter meiner Einteilung dadurch Ausdruck verleihen, daß ich die den Species übergeordnete Kategorie, das Subgenus, übergehe und eine künstliche Einheit, die Artengruppe (= Sektion) wähle, die wie folgt gekennzeichnet ist:

1. Eine Artengruppe wird ausschließlich von Zygaenen mit gleicher oder ähnlicher Genitalmorphologie gebildet.
2. Die Einordnung erfolgt unabhängig von anderen Merkmalen.
3. Gleichheit oder Verschiedenheit der Genitalformen sagen nichts aus über Artberechtigung.

I. Artengruppe
(= *Mesembrynus* Hbn.)
erythrus Hbn.
smirnovi Chr.
purpuralis Brünn.
sareptensis Krul.

II. Artengruppe
scabiosae Schev.
mana Kirby
romeo Dup.
gallica Obth.
interrupta Boursin
nevadensis Rmb.

III. Artengruppe
brizae Esp.
corycia Stgr.
(*erebaea* Burgeff)
araratensis Reiß

IV. Artengruppe
loyselis Obth.
contaminei Bsd.
sarpedon Hbn.
favonia Frr.
punctum O.
aurata Blch.
staudingeri Aust.

V. Artengruppe
cuvieri Bsd.
tamara Chr.
daemon Chr.
manlia Led.
cacuminum Chr.
seitzi Reiß
speciosa Reiß
haematina Koll.

VI. Artengruppe
(= *Coelestis* Bgff.)
fraxini Men.
merzbacheri Reiß
sogdiana Ersch.
brandti Reiß
erschoffi Stgr.
magiana Stgr.
truchmena Ersch.
formosa H. S.
mangeri Bgff.
rosinae Korb.
cocandica Ersch.
banghaasi Burgeff
kavrigini Gr.
nuksanensis Koch

Untergruppe A
olivieri Bsd.
freyeriana Reiß
haberhaueri Led.
optima Reiß
ganymedes H. S.

Untergruppe B
felix Obth.
johannae L. Ch.

VII. Artengruppe
fausta L.

baetica Rmb.
faustina O.
algira Dup.
murciensis Reiß
oreodoxa Marten

VIII. Artengruppe
lavandulae Esper
theryi Joann.

IX. Artengruppe
oxytropis Bsd.
rhadamanthus Esp.

X. Artengruppe
allardi Obth.
orana Dup.

Untergruppe A
carniolila Scop.
occitanica de Vill.

Untergruppe B
maroccana Rthsch.
marteni Reiß

XI. Artengruppe
meliloti Esp.
niphona Butl.
cilicica Burgeff
amanica Reiß
laphria Frr.
persephone Zerny

Untergruppe
filipendulae L.

XII. Artengruppe
lonicerae Schev.
trifolii Esp.

XIII. Artengruppe
transalpina Esp.
elegans Burgeff
angelicae O.

XIV. Artengruppe
ephialtes L.
dorycnii O.
senescens Stgr.

XV. Artengruppe
achilleae Esp.
armena Ev.
ecki Chr.
ignifera Korb

Monotype Gruppen

rubicundus Hbn.
cambysea Led.
graslini Led.
centaureae F. W.
cynarae Esp.
laeta Hbn.
anthyllidis Bsd.
exulans H. R.
corsica Bsd.
alluaudi Obth.
hilaris O.
zuleima Pierr.

Folgende Arten resp. Unterarten waren mir noch nicht zugänglich und blieben daher unberücksichtigt: *alpherakyi* Shelj., *vesubiana* L. Ch., *rubricollis* Hps., *hindukuschi* Koch, *fredi* Reiß, *lydia* Stgr., *eskalerai* Pouj., *sedi* Fabr., *fergana* Shelj., *transpamirina* Koch, *rothschildi* Reiß, *elodia* Powell, *marcuna* Obth., *excelsa* Rtsch., *lucasi* L. Ch., *huguenini* Stgr., *araratica* Stgr., (*harterti* Rtsch., *youngi* Rtsch. und *tingitana* Reiß).

Im nachfolgenden ist ein gedrängter Überblick der bereits aufgezählten Zygaenenformen mit den gefundenen Genitalunterschieden gegeben.

die mich zur Aufstellung von Artengruppen und Isolierung der Monotypen veranlaßt haben. Die Genitalbeschreibung kann infolge des enormen Arten- resp. Formenreichtums innerhalb der behandelten Gattung nur einen skizzenhaften Charakter tragen. Sie findet ihre Stütze in den Zeichnungen.

I. Artengruppe. *Z. erythrus* Hbn., *smirnovi* Chr., *purpuralis* Brünn. und *sareptensis* Krul. sind deutlich verschieden; *purpuralis* ist von *sareptensis* nur durch das Haftfeld einwandfrei zu unterscheiden. Die Uncushörner der beiden Arten sind infolge starker Variabilität nur bedingt brauchbar. *Z. smirnovi* Chr. hat gleichen Haftfeldbau wie *purpuralis;* an seinen stark verlängerten Uncushörnern ist *smirnovi* von allen Arten dieser Gruppe zu unterscheiden.

II. Artengruppe. *Z. scabiosae* Schev., *mana* Kirby (= *chaos* Burgeff, = *erebus* Stgr.), *gallica* Obth., *interrupta* Boursin (= *giesekingiana* Reiß) und *nevadensis* Rmb. bilden eine Gruppe mit Genitalformen, die untereinander unwesentlich differieren. Die mediterranen Subspecies von *scabiosae* zeigen im allgemeinen im Dorsalhaftfeld kleinere und weniger kräftige Cornuti als die Stammform. Dieses Merkmal reicht jedoch für systematische Trennungen nicht aus und macht eine genauere Analyse mit großen Serien notwendig.

III. Artengruppe. *Z. brizae* Esp., *corycia* Stgr., *erebaea* Burgeff und *araratensis* Reiß lassen sich nicht einwandfrei identifizieren. Die Anhänge von *corycia* sind dem Falter entsprechend klein ausgebildet, sodaß der Größenunterschied dieser Species zu den nah verwandten Formen von Wichtigkeit ist.

IV. Artengruppe. *Z. loyselis* Obth., *sarpedon* Hbn., *contaminei* Bsd., *punctum* O., *favonia* Frr., *aurata* Blch. und *staudingeri* Aust. sind schwierig zu unterscheiden, da die Formvariabilität aller Chitinteile, hauptsächlich die der Unci, sehr groß ist. Die Uncushörner von *favonia, aurata* und *staudingeri* sind in der Regel länger als die der anderen Arten.

V. Artengruppe. *Z. cuvieri* Bsd., *seitzi* Reiß, *speciosa* Reiß, *manlia* Led., *cacuminum* Chr., *tamara* Chr. und *daemon* zeigen im Dorsalhaftfeld eine Annäherung zur *loyselis*-Gruppe. Nur der kräftigere Bau des Uncus trägt zur Unterscheidung bei. Die einzelnen Formen dieser Gruppe vermag ich nicht zu unterscheiden. *Z. haematina* Koll. ist dieser Gruppe anzureihen. Über die Zugehörigkeit dieser seltenen Art herrschten bisher starke Zweifel.

VI. Artengruppe. Diese Gruppe wird hauptsächlich durch den typischen Bau des Dorsalhaftfeldes gekennzeichnet. Sie enthält eine Anzahl von Zygaenen, deren Artrecht noch der Klärung bedarf. *Z. fraxini* Men., *merzbacheri* Reiß, *sogdiana* Ersch. und *erschoffi* Stgr. stehen sich sehr nahe und schließen *magiana* Stgr., *truchmena* Ersch., *formosa* H.-S., *brandti* Reiß, *mangeri* Burgeff, *cocandica* Ersch., *banghaasi* Burgeff und *kavrigini* Gr. mit ein. *Z. rosinae* Korb wird durch die Stellung der kräftigen Cornuti im Dor-

salhaftfeld charakterisiert. *Z. nuksanensis* Koch zeichnet sich durch sehr chitinöse Uncushörner aus.

Die Untergruppe A umfaßt *Z. olivieri* Bsd., *freyeriana* Reiß, *haberhaueri* Led., *optima* Reiß (= *nobilis* Reiß) und *ganymedes* H.-S. Der spezifische Bau des großen Haftfeldes und der Vesica dieser Untergruppe ist unverkennbar und kommt in den Abbildungen gut zur Geltung. *Z. felix* Obth., und *Z. johannae* L. Ch. gehören zweifelsfrei zu dieser Gruppe. Beide Species sind gut zu unterscheiden.

VII. Artengruppe. Sie umfaßt die *fausta*-Gruppe, zu der ich auch *Z. algira* Dup., die afrikanische *fausta* zähle. In dem Abschnitt über die Variabilität sind die Details aufgezählt.

VIII. Artengruppe. *Z. lavandulae* Esp. und *theryi* Joann. sind verwandt, lassen sich aber unterscheiden.

IX. Artengruppe. Sie wird durch zwei Arten vertreten: *Z. oxytropis* Bsd. und *rhadamanthus* Esp. Die Präparation der Anhänge dieser Tiere ist mit großen Schwierigkeiten verbunden, denn die einzelnen Anhänge sind nur schwach chitinisiert. Eine einheitliche Genitalbeschreibung und -Beurteilung wird dadurch sehr erschwert.

X. Artengruppe. *Z. allardi* Obth. und *orana* Dup., sowie *Z. carniolica* Scop. und *occitanica* de Vill., als auch *Z. maroccana* Reiß und *marteni* Reiß bilden jeweils leicht zu unterscheidende Arten.

XI. Artengruppe. *Z. meliloti* Esp., *niphona* Butl., *cilicica* Burgeff (= *ledereri* Reb.), *laphria* Frr. und *amanica* Reiß stellen eine sehr homogene Gruppe dar. Die Anhänge der aufgeführten Formen weichen nur wenig von der abgebildeten *Z. meliloti* ab. *Z. persephone* Zerny hingegen könnte man auf Grund des spezifischen Genitalbaues eine eigene monotypische Artgruppe zuweisen; die Uncusform zeigt aber eine Annäherung zur *meliloti*-Gruppe. Eine endgültige Entscheidung über die Zugehörigkeit kann an Hand eines einzelnen überprüften Exemplares nicht getroffen werden.

Einen eigenen, sehr wenig variierenden Genitalbau besitzt *Z. filipendulae* L. An allen untersuchten *filipendulae*-Rassen fand ich dies bestätigt (ssp. *gurda* Led., ssp. *tauriana* Bgff., ssp. *rosa* Obth. u. a.).

XII. Artengruppe. *Z. lonicerae* Schev. und *trifolii* Esp. besitzen einen konformen Bautyp. Bei dem abgebildeten Bastard handelt es sich um ein Tier ex coll. Burgeff: *lonicerae* ♂ x *filipendulae* ♀.

XIII. Artengruppe. *Z. transalpina* Esp., *elegans* Burgeff und *angelicae* O. lassen sich nicht leicht unterscheiden. Als wesentliches Merkmal muß die distale Uncuspartie betrachtet werden. Die Rassen von *transalpina* bedürfen noch der Untersuchung.

XIV. Artengruppe. *Z. ephialtes* L., *dorycnii* O. und *senescens* Stgr. haben einen gleichförmigen Genitalapparat.

XV. Artengruppe. *Z. achilleae* Esp., *armena* Ev., *ecki* Chr. und *ignifera* Korb bilden eine einheitliche Gruppe.

Monotype Artengruppen: Hierbei handelt es sich ausschließlich um einwandfrei gekennzeichnete Arten, die man in keine der aufgestellten Artengruppen einordnen darf, wenn man vermeiden will, daß einzelne Gruppen heterogene Species beherbergen. Deutlicher als es Worte vermögen, vermitteln die Abbildungen die Formverhältnisse gerade bei den monotypen Artengruppen.

Anhangsweise sei noch der Kopulationsapparat der *Epizygaena abessynica* Koch erwähnt, der eine starke Abweichung vom besprochenen Grundplan der palaearktischen Zygaenen aufweist: Uncus und Ligament sind nur undeutlich voneinander abgegrenzt und bilden ein geschlossenes Ringstück, wie wir es von Vertretern der Gattung *Procris* kennen.

VI. Zusammenfassung.

A. Auf Grund von Reihenuntersuchungen wird der Bauplan für den ♂ Zygaenen-Genitalapparat aufgestellt und seine kopulationsbedingten Formabänderungen beschrieben.

B. Zu einer einheitlichen Beurteilung der Genitalgebilde gelangt man mittels einer neuen Präparationsmethode, die auch eine Ermittlung der Variationsweite von Einzelteilen erlaubt.

C. Serienuntersuchungen an zwei Species zeigen, daß die Genitalorgane der Zygaenen
   1. in ihrer Variantengröße artlich sehr verschieden sein können und
   2. in Form und Chitinisierung keine Abhängigkeit von Umwelteinflüssen aufweisen.

D. An Hand von Beispielen wird die Stellung der Sexualorgane sowohl in paarungsbiologischer, als auch systematischer Hinsicht beleuchtet. Für die Gattung *Zygaena* ergibt sich hieraus:
   1. Der männliche Genitalapparat spielt als paarungs-physiologischer Faktor eine untergeordnete Rolle.
   2. Die Armaturen vermögen nicht jede Zygaenenart einwandfrei zu charakterisieren.
   3. Die hervorragende Stellung des Genitalapparates liegt allein in der Kennzeichnung der systematischen Zugehörigkeit.

      Es ist ein Privileg der sich nahestehenden (verwandten) Arten, identische, ähnliche oder solche Genitalien mit gleitenden Übergängen zu besitzen. Allgemeingültige Grenzen für die Species- und Subspeciesunterscheidung lassen sich nicht festlegen.

   Auf Grund dieser Gesichtspunkte erfolgt eine Zusammenstellung der geprüften Species (resp. Subspecies) und ihre, die Abbildungen ergänzende Beschreibung.

Herkunft und Größenverhältnisse der abgebildeten Genitalien.

(A = Dorsalhaftfeld; B = Uncus, Ligament; C = Valve, Aedoeagus)

	Vergrößerungsmaßstab A	B	C	
erythrus Hbn.	20,	13,	7	Livorno coll. Burgeff
smirnovi Chr.	20,	13,	7	Kuldsar, Persien Bayer. Staatssammlung
purpuralis Brünn.	20,	13,	7	Herrlingen/Ulm coll. Burgeff
sareptensis Krul.	20,	13,	7	Spaichingen/Württ. coll. Burgeff
scabiosae Schev.	27,	13,	7	Bad Mergentheim/Württ. coll. Haaf
-neapolitana Bgff.	27,	13,	7	Paola Calabrien coll. Burgeff
-gallica Obth.	33,	13,	10	Digne coll. Burgeff
interrupta Boursin	33,	13,	10	Vence coll. Burgeff
brizae Esp.	33,	13,	10	Oberweiden coll. Burgeff
corycia Stgr.	33,	13,	10	Marasch i. Taurus coll. Burgeff
erebaea Bgff.	33,	13,	10	Achalzich coll. Burgeff
araratensis Reiß	33,	13,	10	Kasikoporan, Russ. Arm. Bayer. Staatssammlung
favonia Frr.	33,	13,	10	Batna coll. Burgeff
aurata Blch.	33,	13,	10	Tachdirt, Atlas Bayer. Staatssammlung
staudingeri Aust.	33,	13,	10	Mauretanien (?) Bayer. Staatssammlung
loyselis Obth.	33,	13,	10	Batna coll. Burgeff
manlia Led.	27,	13,	10	Oskhabad coll. Kotzsch
-turcmenica Reiß	27,	13,	10	Achal Tekke Bayer. Staatssammlung
tamara Chr.	27,	13,	10	Ordubad Bayer. Staatssammlung
seitzi Reiß	27,	13,	10	Shiraz, coll. Wiltshire
fraxini Men.	27,	13,	10	Tianschan coll. Burgeff
brandti saadi Reiß	27,	13,	10	Fars SW.-Iran coll. Wiltshire
formosa H. S.	27,	13,	10	Amasia Bayer. Staatssammlung
magiana Stgr.	27,	13,	10	Samarkand Bayer. Staatssammlung
truchmena Ev.	27,	13,	10	Samarkand Bayer. Staatssammlung
rosinae Korb	27,	13,	10	Kulp Bayer. Staatssammlung
kavrigini Groum.	27,	13,	10	Samarkand Bayer. Staatssammlung
nuksanensis Koch	27,	13,	10	Hindukusch coll. Kotzsch
cocandica Ersch.	27,	13,	10	Tura coll. Burgeff
banghaasi Bgff.	27,	13,	10	Dombratschi coll. Burgeff
felix Obth.	27,	13,	10	Tripolitanien coll. Burgeff
johannae L. Ch.	27,	13,	10	Tachdirt, Atlas Bayer. Staatssammlung
olivieri Bsd.				
-laetifica H. S.	27,	13,	10	Asia min. Bayer. Staatssammlung
freyeriana Reiß	27,	13,	10	Amasia Bayer. Staatssammlung
haberhaueri Led.	27,	13,	10	Tiflis Bayer. Staatssammlung
optima Reiß	27,	13,	10	Kaukasus Bayer. Staatssammlung
fausta L.	33,	13,	10	Bad Mergentheim/Württ. coll. Haaf
faustina O.	33,	13,	10	Anatolien coll. Marten
baetica Rmb.	33,	13,	10	Gibraltar coll. Burgeff
murciensis Reiß	33,	13,	10	Murcia coll. Marten
algira Dup.	33,	13,	10	Mauretanien coll. Burgeff
lavandulae Esp.	27,	13,	10	La Ciotat coll. Burgeff
theryi Joann.	27,	13,	10	Algeria Bayer. Staatssammlung
oxytropis Bsd.	33,	13,	10	Mt. Sirente coll. Burgeff
rhadamanthus Esp.	33,	13,	10	Digne Bayer. Staatssammlung

	Vergrößerungsmaßstab A	B	C	
orana Dup.	44,	20,	10	Gran Torre Sardinien coll. Burgeff
allardi Obth.	44,	20,	10	Batna coll. Burgeff
carniolica Scop.	27,	13,	10	Randersacker a. Main coll. Haaf
occitanica de Vill.	27,	13,	10	Catalonien coll. Burgeff
maroccana Rtsch.	33,	13,	10	Rifgebirge coll. Marten
marteni Reiß	33,	13,	10	Rifgebirge coll. Marten
meliloti Esp.	20,	13,	10	Lauterhofen Opfz. coll. Haaf
laphria Frr.	20,	13,	10	Kulp, Arm. Bayer. Staatssammlung
filipendulae L.	20,	10,	7	Traben-Trarbach coll. Kampf
lonicerae ♂ x *filipendulae* ♀	20,	10,	7	Bastard coll. Burgeff
lonicerae Schev.	20,	10,	7	Würzburg coll. Haaf
trifolii Esp.	20,	10,	7	Traben-Trarbach coll. Kampf
transalpina Esp.				
-*hippocrepidis* Hbn.	20,	10,	7	Blumberg/Baar coll. Burgeff
-*maritima* Obth.	20,	10,	7	San Remo coll. Burgeff
elegans Bgff.	20,	10,	7	Geislingen coll. Burgeff
angelicae O.	20,	10,	7	Linz/Donau coll. Burgeff
ephialtes L.	20,	10,	7	Veitshöchheim/Main coll. Haaf
dorycnii O.	20,	10,	7	Achalzich coll. Burgeff
achilleae Esp.	17,	10,	7	Edelfingen/Tauber coll. Haaf
armena Ev.	17,	10,	7	Borshom coll. Burgeff
rubicundus Hbn.	20,	13,	7	Italien coll. Burgeff
cambysea Led.	20,	10,	7	Armenien coll. Burgeff
graslini Led.	33,	13,	10	Acbes, Syr. coll. Burgeff
centaureae F. W.	13,	10,	7	Kiew coll. Burgeff
cynarae Esp.	33,	13,	10	Grettstadt coll. Burgeff
laeta Hbn.	27,	13,	10	Nagymarg, Ungarn coll. Burgeff
anthyllidis Bsd.	20,	10,	7	Pyrenäen coll. Burgeff
exulans H. R.	27,	13,	10	Adamello Südtirol coll. Burgeff
corsica Bsd.	33,	20,	13	Aritzo, Sardinien coll. Burgeff
hilaris O.	44,	18,	13	? Spanien coll. Marten
alluaudi Obth.	44,	13,	10	Rifgebirge coll. Marten
zuleima Pierr.	33,	13,	10	Tunis leg. Hoegen coll. Burgeff
abessynica Koch	33,	20,	13	Harrar, Abess. coll. Burgeff

VII. Literaturverzeichnis

(1) Agenjo, R. Madrid 1937: Eos. 12: Los Procris Fabr. de España

(2) Agenjo, R. Madrid 1940: Eos. 13: Los Procris no Españoles del museo de Madrid.

(3) Albers, Th. München 1940: Mitt. d Münchn. Ent. Ges. 30: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Boarmia Tr. (Geom. pal.) II.

(4) Bethune-Baker, London 1920: Trans. Ent. Soc. Lond.

(5) Buchanan, W. Paris 1878: Ann. Soc. Ent. de France: Observations sur l'armure genitale de plusieurs especes francaises de Zygaenidae.

(6) Burgeff, H. München 1914 u. 1926: Mitt. d. Münchn. Ent. Ges. 5 u. 16: Kommentar z. palaearkt. Teil der Gattung Zygaena des Catalog. Lep.

(7) Burgeff, H. Berlin 1926: Lepidopterorum Catalogus editus ab E. Strand.

(8) Clausen, R. Zürich 1938: Mitt. d. Schweiz. Ent. Ges. 18, Heft 6: Untersuchungen über den männl. Kopulationsapparat der Ameisen, spez. der Formicinae.

(9) Drosihn, J. Stuttgart 1930: Über Art- und Rassenunterschiede der männlichen Kopulationsorgane von Pieriden (Lep.).

(10) Eller, K. Berlin 1937: Zeitschr. f. angew. Ent. 24: Zur Rassen- und Artfrage, untersucht am Formenkreis von *P. machaon* L.

(11) Escherich, C. Wien 1892: Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten (Ein Beitrag zur Bastardfrage). (Verh. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien. 42).

(12) Harnisch, W. Leipzig 1915: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 1914: Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Ein Beitrag zur Phylogenie des Kopulationsapparates der Käfer.

(13) Hewer, H. R. London 1932: Proc. Zool. Soc. Part. I.: Studies in Zygaena.

(14) Holik, O. Dresden 1933: Iris 47: Über Zygaenenbastardierungen im allgemeinen und die Kreuzung *Z. filipendulae* ♂ x *ephialtes* ♀ im besonderen.

(15) Johannsen, W. Jena 1926: Elemente der exakten Erblichkeitslehre.

(16) Jordan, K. Leipzig 1903: Biol. Centr. Blatt. 23: Bemerkungen zu Herrn Dr. Petersens Aufsatz: Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung.

(17) Jordan, K. Leipzig 1905: Zeitschr. wissensch. Zoologie 83: Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation.

(18) Kirchberg, E. München 1942: Mitt. d. Münchn. Ent. Ges. 32: Genitalmorphologie und natürliche Verwandtschaft der Amathusiinae.

(19) Koch, M. München 1944: Mitt. d. Münchn. Ent. Ges. 34: Zygaena Fab. 14.

(20) Lorkovic, Z. Zagreb 1928: Actis Soc. Scient. Nat. Croaticae 38: Analyse des Speciesbegriffes und der Variabilität der Species auf Grund von Untersuchungen einiger Lepidopteren.

(21) Osterloh, A. Leipzig 1922: Zeitschr. wissensch. Zoologie 119: Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates einiger Spinnen.

(22) Petersen, W. Leipzig 1903: Biol. Centr. Bl. 23: Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung.

(23) Petersen, W. Leipzig 1904: Biol. Centr. Bl. 24: Über indifferente Charaktere als Artmerkmale.

(24) Przegendza, A. Frankfurt/M. 1926: Ent. Ztschr. 40.: Über Zygaenenbastardierungen.

(25) Reichardt, H. Leipzig 1929: Zeitschr. wissensch. Zoologie 135: Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden.

(26) Reiß, H. Stettin 1940: Stett. Ent. Ztg. 101, Heft III: Die endgültige Lösung der alten *Z. purpuralis*- und *heringi*-Frage (Lep.).

(27) Reiß, H. Wien 1943: Ztschr. d. Wiener Ent. Ges. 28: Die Zygaenen Marokkos, insbesondere die vom Mittelatlas und vom Rifgebirge.

(28) Skell, F. München 1921: Mitt. d. Münchn. Ent. Ges. 11: Die männl. Genitalanhänge unserer einheimischen *Sphingiden*.

(29) Stitz, H. Jena 1901: Zool. Jahrb. 14: Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren.

(30) Tutt, J. W. London 1899: A natural History of the British Lepidoptera.

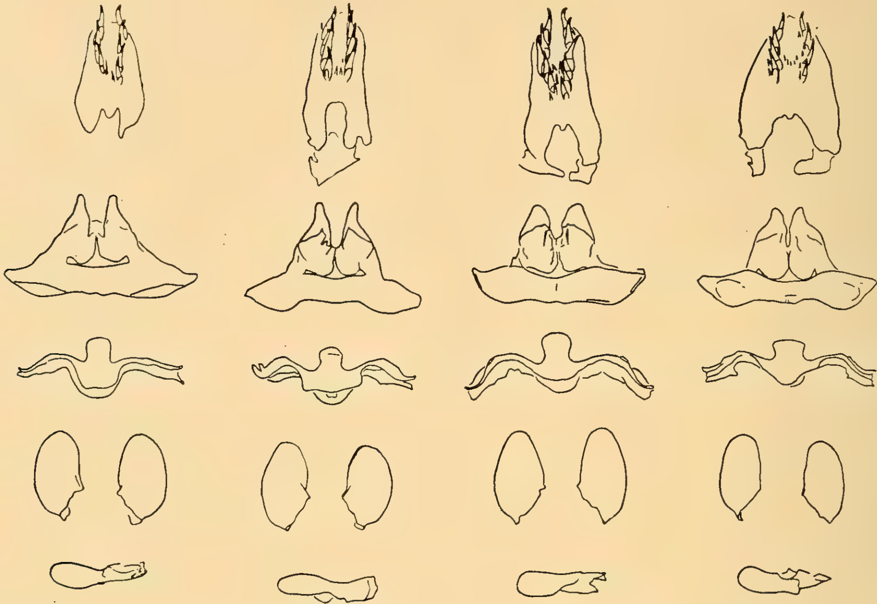
(31) Verhoeff, K. Leipzig 1918: Zeitschr. wissensch. Zoologie 114: Zur vergl. Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenet. Bedeutung desselben, zugleich ein zusammenfassender kritischer Rückblick und neuer Beitrag.

(32) Zander, E. Leipzig 1903: Zeitschr. wissensch. Zoologie 74: Beiträge zur Morphologie der männl. Geschlechtsanhänge der Lepidopteren.

(33) Zander, E. Leipzig 1905: Zeitschr. wissensch. Zoologie 79: Der Genitalapparat der Butaliden.

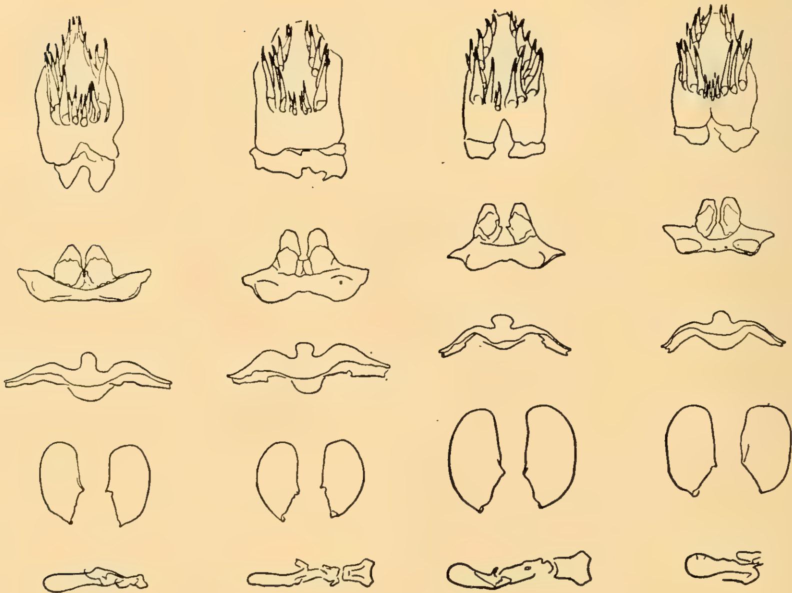
I. Artengruppe

erythrus | smirnovi | purpuralis | sareptensis

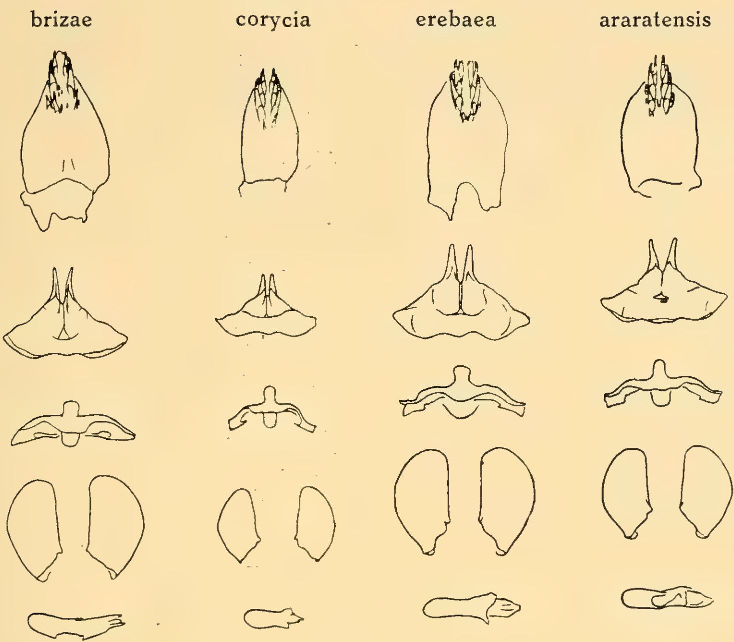


II. Artengruppe

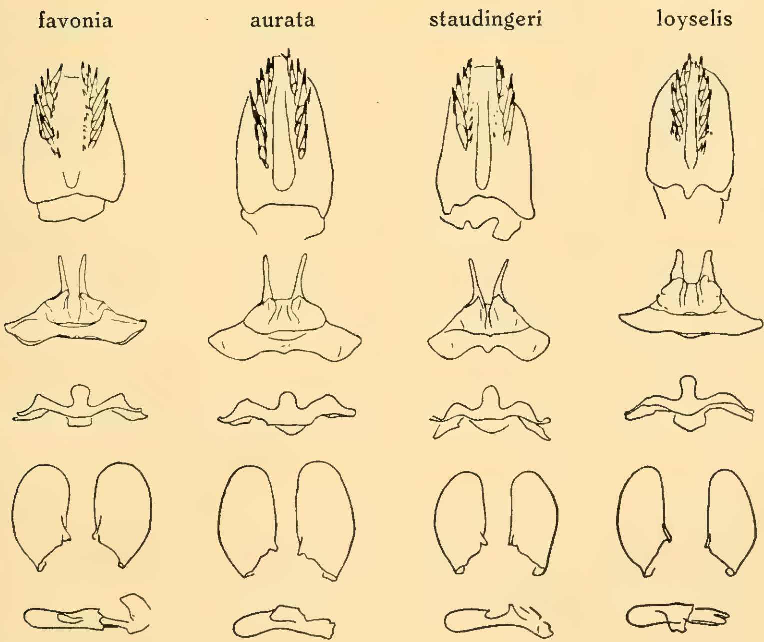
scabiosae | var. neapolitana | gallica | interrupta



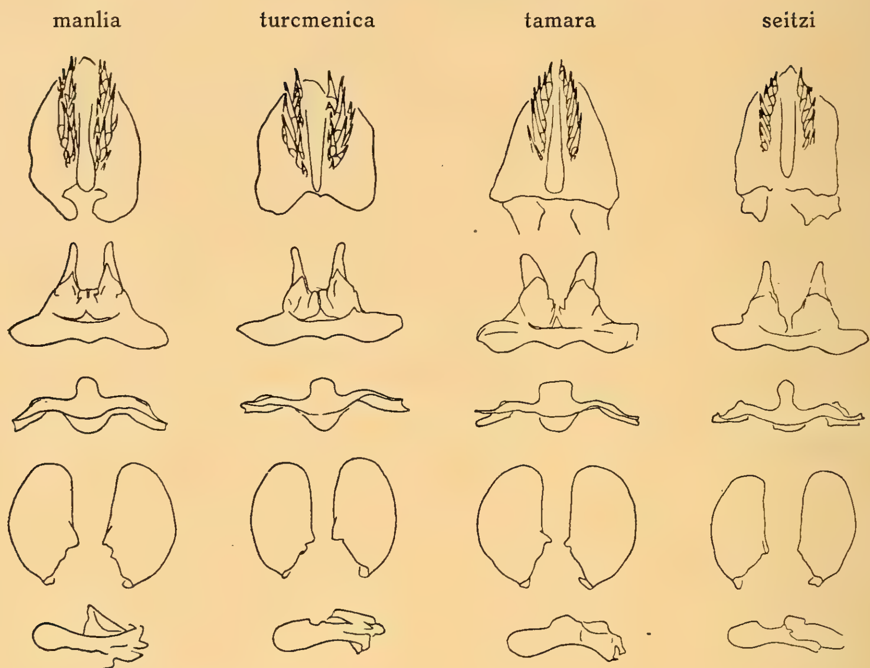
III. Artengruppe



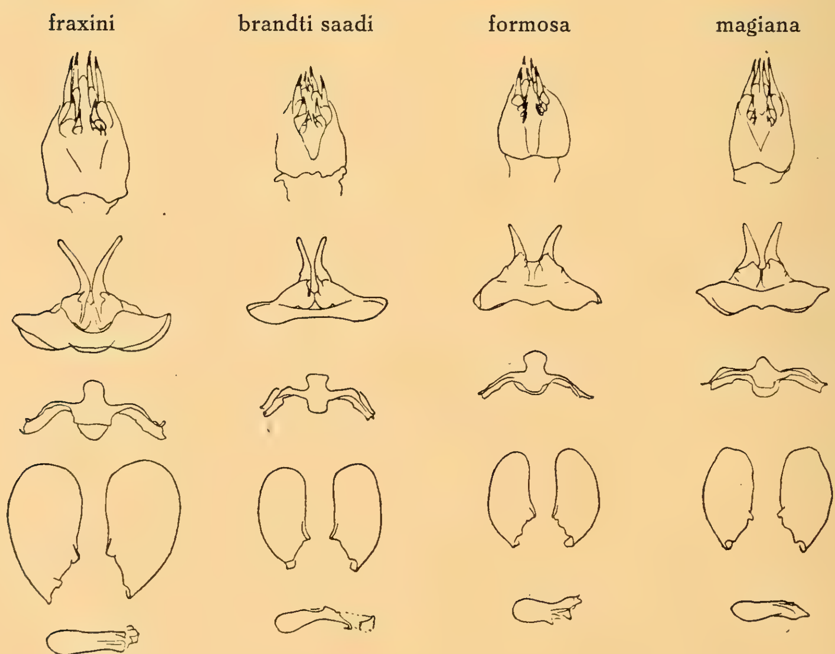
IV. Artengruppe

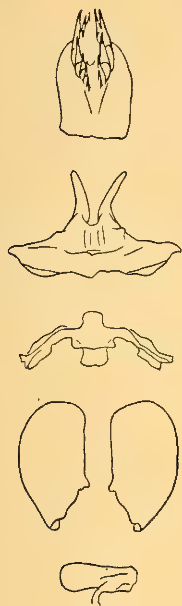


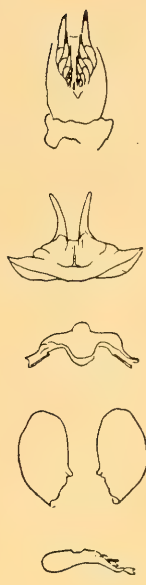
V. Artengruppe

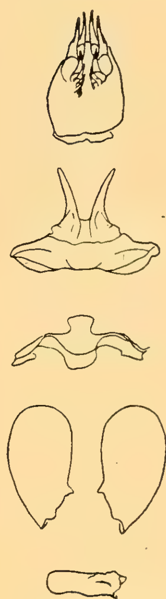


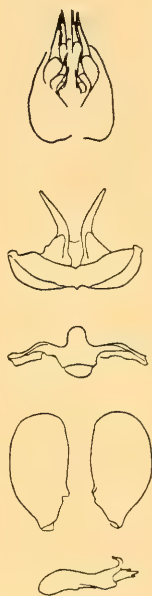
VI. Artengruppe

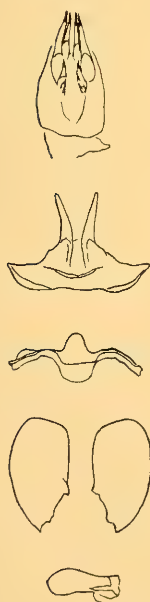


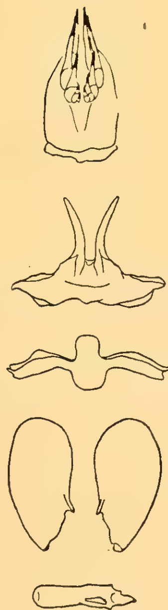

truchmena

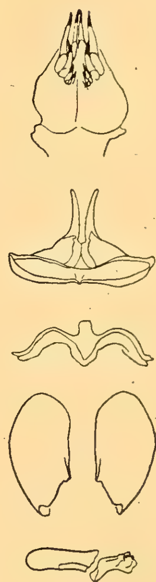

rosinae

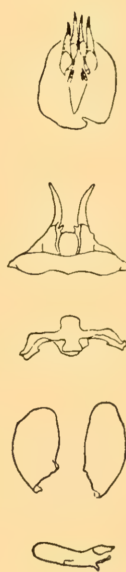

kavrigini

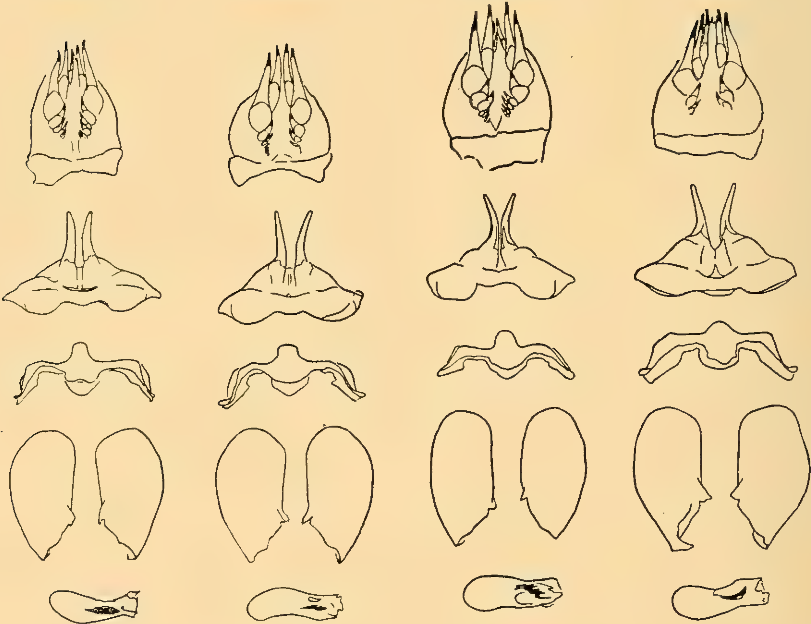

nuksanensis


cocandica

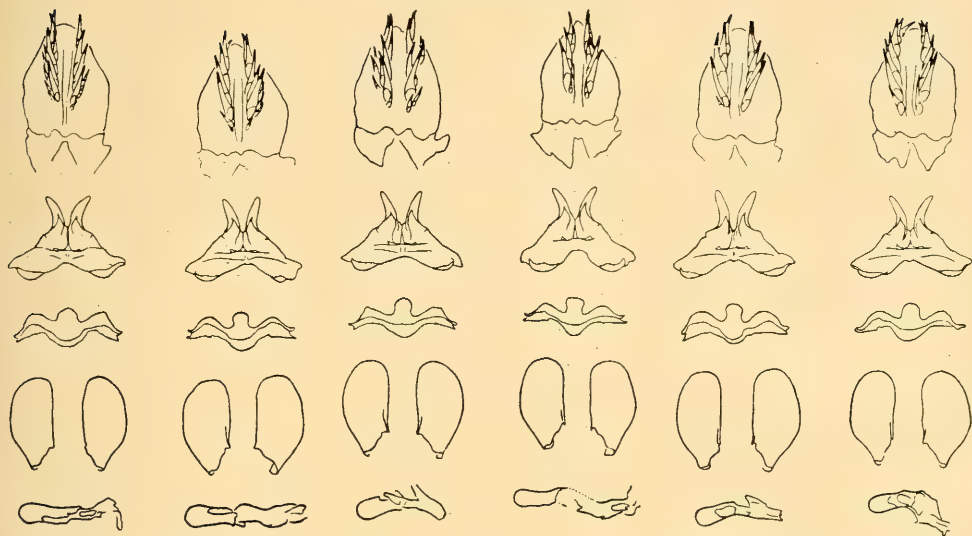

banghaasi


felix

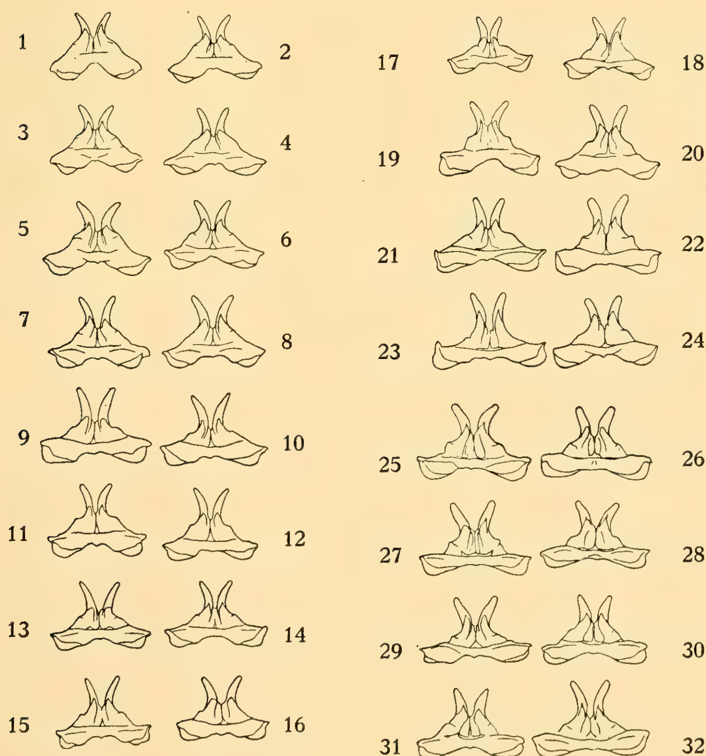

johannae


laetifica
freyeriana
haberhaueri
optima

Z. fausta L. ssp. agilis Reiß

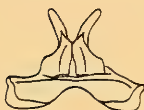


1— 8 ssp. agilis Reiß
9—10 ssp. niceae Stgr.
11—12 ssp. apocrypha L. C.
13—14 ssp. pretiosa Reiß
15—16 var. nov. Marten
17—18 var. oranoides Bgff.
19—20 ssp. faustina O.
21 ssp. baetica Rmb.
22 Z. oreodoxa Marten
23 Z. algira Dup.
24 — var. exigua Stz.
25—32 ssp. murciensis Reiß



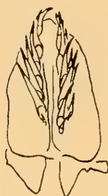
VII. Artengruppe

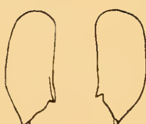
faustina



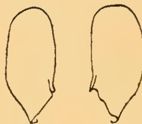

baetica




murciensis




algira







VIII. Artengruppe

lavandulae

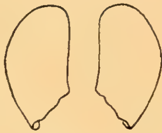






theryi




IX. Artengruppe

oxytropis

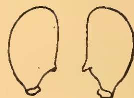






rhadamanthus

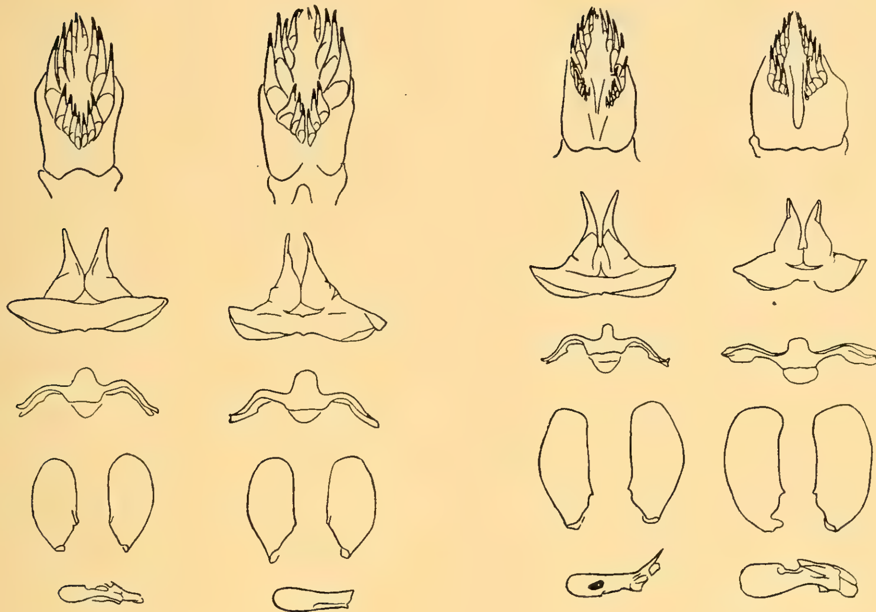



X. Artengruppe

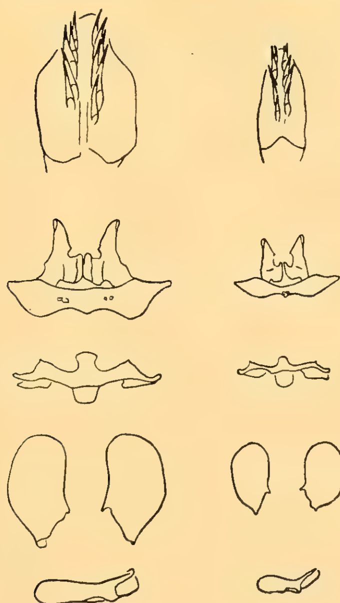
Untergruppe A.

orana allardi carniolica occitanica

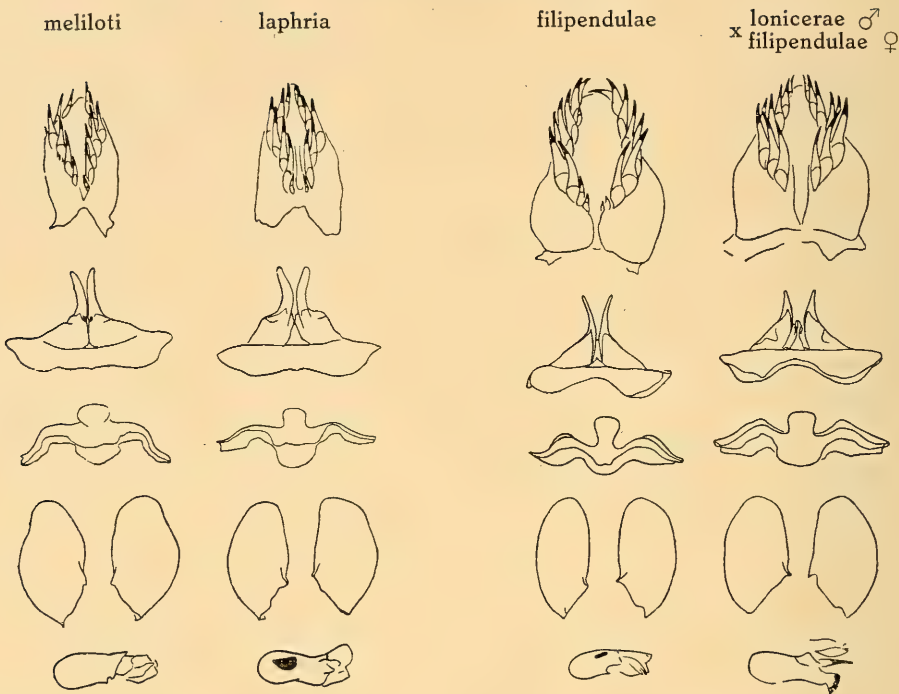


Untergruppe B.

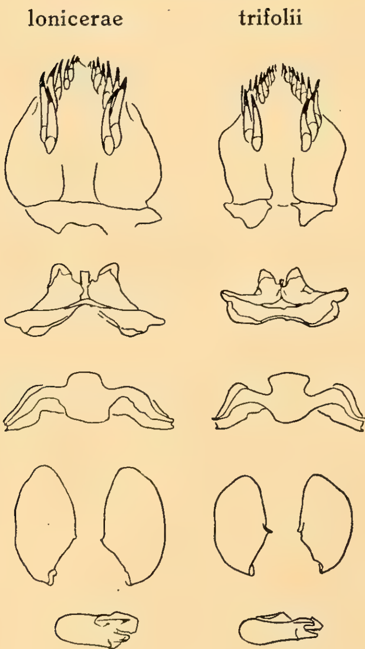
maroccana marteni



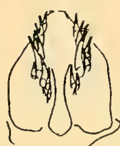
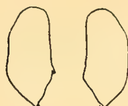
XI. Artengruppe



XII. Artengruppe

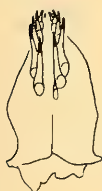
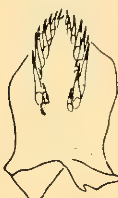
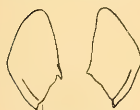
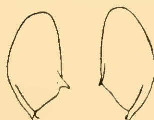
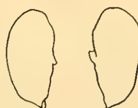
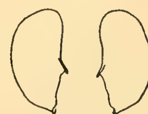


XIII. Artengruppe

transalpina var. hippocrepidis	— var. maritima	elegans	angelicae
			
			
			
			
			

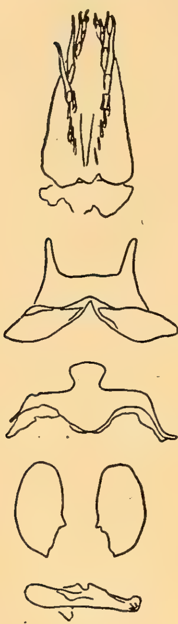
XIV. Artengruppe

XV. Artengruppe

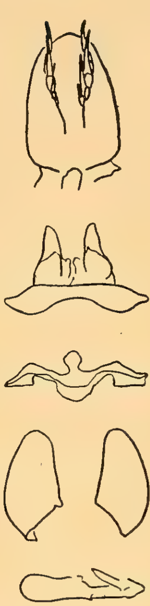
ephialtes	dorycnii	achilleae	armena
			
			
			
			
			

Monotype Artengruppen

rubicundus



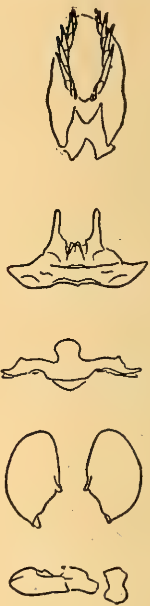
cambysea



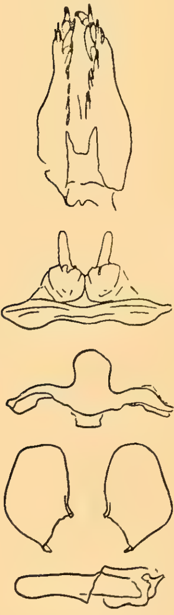
graslini



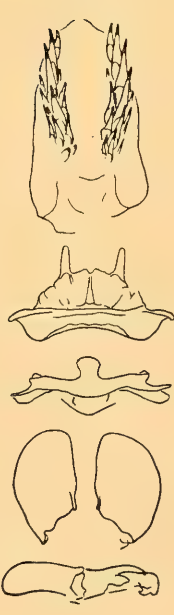
centaureae



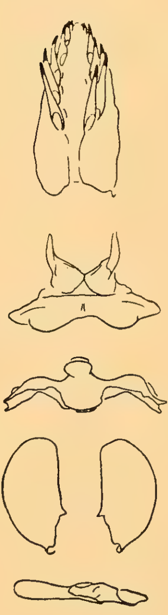
cynarae



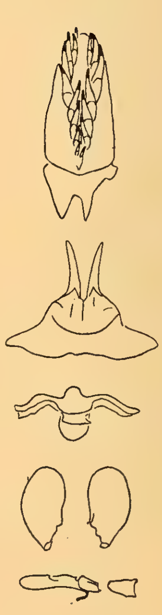
laeta



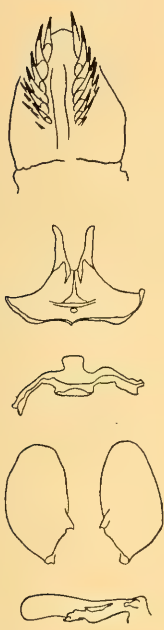
anthyllidis



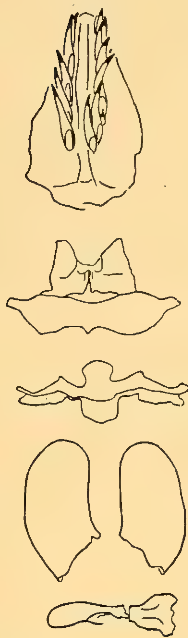
exulans



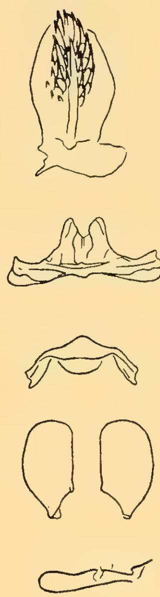
corsica



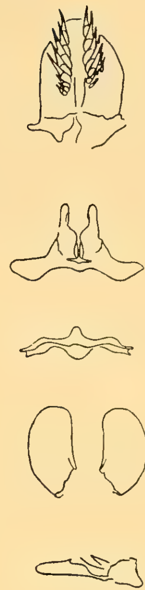
hilaris



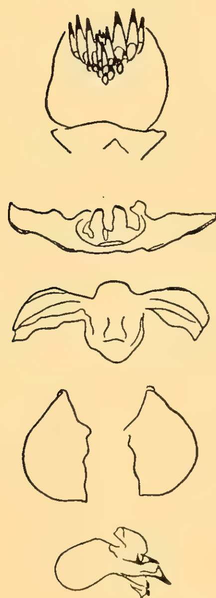
alluaudi



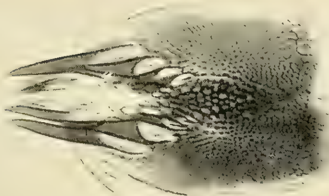
zuleima

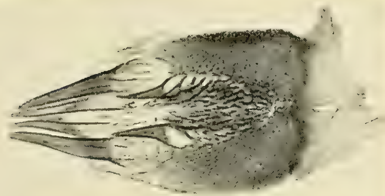


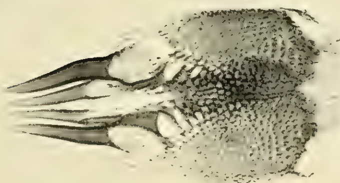
abessynica

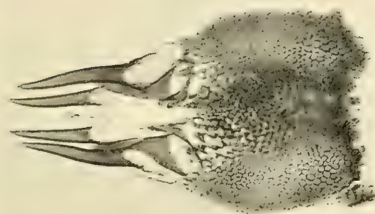


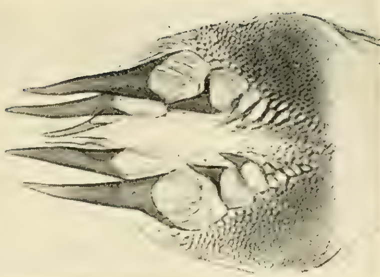

rosinae

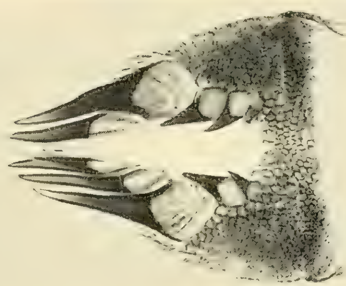

truchmena

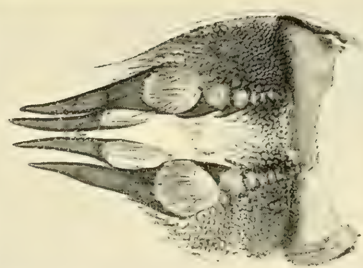

cocandica


merzbacheri


fraxini


haberhaueri


optima


freyeriana


laetifica